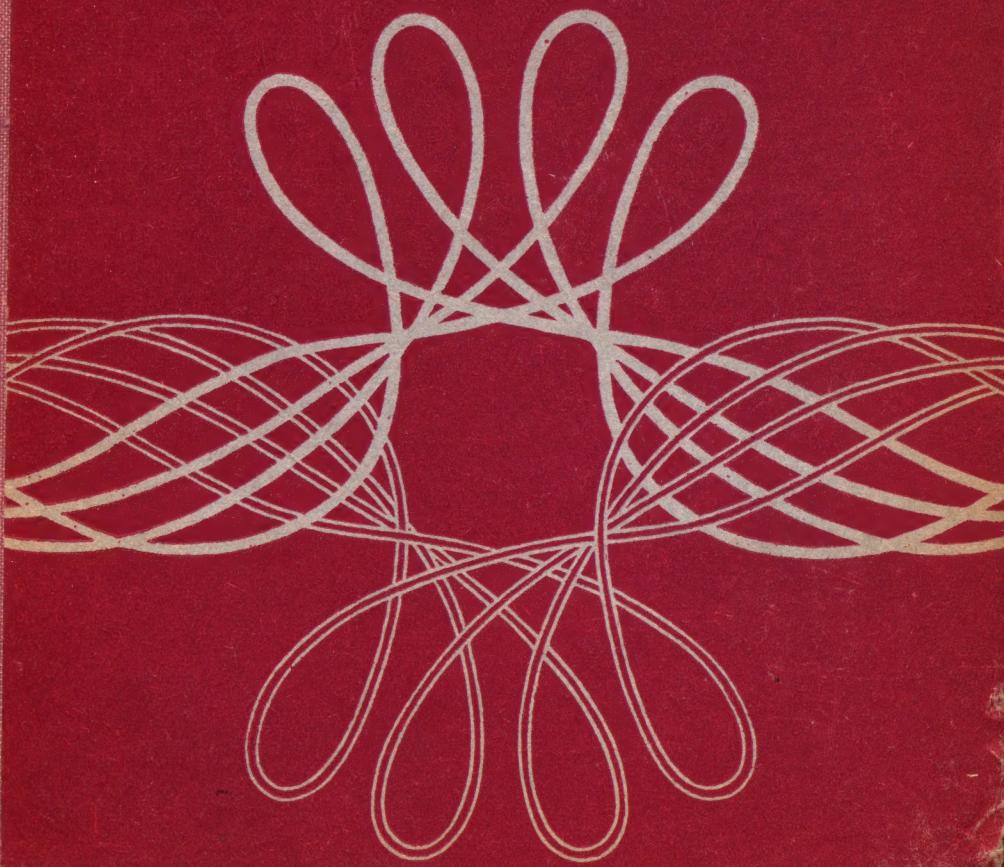


67.073 28

Д. Ф. ПЕТРОВ

ГЕНЕТИКА
С ОСНОВАМИ
СЕЛЕКЦИИ



Д. Ф. ПЕТРОВ

A 14-52

ГЕНЕТИКА С ОСНОВАМИ СЕЛЕКЦИИ

ИЗДАНИЕ 2-е, ДОПОЛНЕННОЕ

Допущено

Министерством высшего и среднего специального образования СССР
в качестве учебного пособия для студентов
биологических специальностей университетов

б404



МОСКВА «ВЫСШАЯ ШКОЛА» 1976

57.023 28
П30

Петров Д. Ф.
П30 Генетика с основами селекции. Изд. 2-е, доп. Учеб. пособие
для ун-тов. М., «Высш. школа», 1976.

416 с.

В книге достаточно полно изложен материал по генетике и основам селекции. Значительное внимание удалено прикладному использованию достижений генетики. В связи с этим раздел «Основы селекции» представлен шестью главами.

При рассмотрении законов наследственности сначала описаны основные особенности митоза, мейозиса и полового размножения у растений и животных, что позволяет при изучении законов Г. Менделя рассматривать наследственные факторы как участки хромосом, поведение которых определяется характером расхождения тех хромосом, в состав которых они входят.

Предназначается для студентов биологических факультетов университетов. Может быть использована в качестве учебного пособия и студентами сельскохозяйственных и педагогических институтов, а также специалистами различного профиля.

П 21003—039
001(01)—76 87—76



57.023

© Издательство «Высшая школа»
1976 г.
Министерство народного образования
им. В. Г. Белинского
РАЗРЕШЕНО К ПЕЧАТИ
Лист № 17 дата 14.11.89
Печать

ПРЕДИСЛОВИЕ

Генетика — наука, изучающая наследственность и изменчивость всех живых организмов. Законы наследственности, над изучением которых успешно работают генетики различных специальностей, имеют универсальное значение для самых разнообразных живых существ — животных, растений и микроорганизмов и лежат в основе преемственности жизни и прогрессивной эволюции всего органического мира.

В связи с этим генетика имеет очень большое значение как для теории, так и для практики, и правильное использование основных достижений генетики совершенно необходимо для успешного развития и теоретических, и прикладных дисциплин: эволюционной теории, ботаники, зоологии, медицины, многих сельскохозяйственных наук и для ряда отраслей промышленности, основанных на использовании деятельности микроорганизмов.

После 1964 г., когда сентябрьский Пленум ЦК КПСС положил конец догматизму в биологических науках, уже много сделано для исправления досадных ошибок прошлых лет. Составлены и утверждены новые программы по генетике и ряду других биологических дисциплин для университетов, медицинских институтов и сельскохозяйственных вузов, написан и опубликован ряд учебников, учебных пособий и руководств для проведения практических занятий по генетике и выпущен ряд наглядных пособий для средней и высшей школы по этой дисциплине.

Все это содействовало широкому распространению правильных сведений о закономерностях наследственности и обеспечило значительное повышение общего уровня подготовки специалистов во многих важных отраслях биологии, медицины и сельского хозяйства. Но тем не менее все еще имеется насущная необходимость в таком учебном пособии, где кратко, но достаточно полно были бы изложены основные теоретические положения современной генетики и вместе с тем освещено приложение этих теоретических положений на практике в медицине, сельском хозяйстве и промышленности. В данной книге автор стремился восполнить этот пробел. Книга написана по специальному проспекту, который обсуждался на кафедрах генетики Ростовского и Воронежского университетов и затем был утвержден Министерством высшего образования. В связи с этим она несколько отличается от программы курса «Генетика с основами селекции», утвержденной в 1965 г. в значительной мере устаревшей.

Основной особенностью книги является большой раздел, посвященный селекции (6 глав из 23). При этом материал по селекции

остается в пределах круга вопросов, предусмотренных программой, но изложены эти вопросы более обстоятельно и подробно, чем в других учебниках и учебных пособиях по генетике. Такое расширенное изложение материала по селекции обусловлено тем, что именно селекция служит основным каналом приложения теоретических положений генетики на практике и многие оканчивающие биологические факультеты университетов работают в средней школе и в сельскохозяйственных учреждениях, где достаточно полное знакомство с различными разделами селекции для них очень важно.

Другая существенная особенность книги заключается в логической системе подачи материала, основанной не на формальном изложении различных особенностей строения или размножения живых организмов, а на выведении этих особенностей из более общих свойств живых организмов и различных опытов и наблюдений. Так, строение и поведение хромосом излагается не в виде готовых прописей, а выводится из тонкого строения ядра в интерфазе. То же относится ко многим органоидам клетки и ряду особенностей размножения и развития организмов.

При изложении основных положений генетики большое внимание уделено рассмотрению того вклада, который советские ученые внесли в разработку этой науки, но вместе с тем и достижения зарубежных генетиков освещаются достаточно полно.

Много внимания уделено материалистической трактовке закономерностей наследственности и изменчивости, что должно содействовать выработке последовательно материалистического мировоззрения студентов.

Такой характер книги приобрела в результате 25-летнего опыта автора, который читал курс «Генетика с основами селекции» в течение 15 лет в Воронежском университете и в течение 10 лет в Новосибирском педагогическом институте.

Книга написана на основе широкого использования специальной литературы как отечественной, так и иностранной, но в списке литературы приведены только те источники, на которые в тексте имеются прямые ссылки. В качестве литературных источников использованы работы, которые были опубликованы до конца 1971 г.

Во второе издание книги включены основные новые материалы в области генетики за последние пять лет.

В заключение приношу глубокую благодарность Н. В. Турбину, Г. В. Гуляеву, С. Я. Краевому, П. Ф. Рокицкому и С. С. Хохлову, Г. Д. Бердышеву и С. И. Стрельчуку за их советы и критические замечания, которые содействовали существенному улучшению книги.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Мыслители и ученые задумывались над вопросами о передаче наследственных свойств от родителей к детям и формировании организма в процессе индивидуального развития со времен глубокой древности. Но в те далекие времена наблюдения за явлениями наследственности и изменчивости были очень неточными и немногочисленными.

Вследствие этого естествоиспытатели, пытавшиеся создать целостные теории наследственности, вынуждены были заменять недостающие фактические данные предположениями и домыслами, что привело к созданию ряда умозрительных «теорий» наследственности.

Эти «теории» сильно отличались друг от друга в трактовке отдельных вопросов наследственности. Даже наиболее разработанные и наиболее серьезные умозрительные теории наследственности были все же очень далеки от реальной действительности. Главное значение умозрительных теорий наследственности для формирования современной генетики состояло в том, что они стимулировали ученых к экспериментальной проверке спорных вопросов и тем самым содействовали накоплению точно установленных фактов об основных особенностях наследственности.

Именно такие опыты, которые с течением времени становились все более многочисленными и все более точными, резко расширили фактические сведения об основных особенностях наследственности и изменчивости и положили начало новому направлению в изучении наследственности, которое получило название «экспериментальная генетика».

Материалы, накопленные экспериментальной генетикой, ясно показали существование материальной основы наследственности, помогли устраниТЬ ряд надуманных и неправильных представлений о сущности наследственности, предложенных умозрительными «теориями» наследственности, и выработать последовательно материалистическую теорию наследственности, хорошо обоснованную обширным и тщательно проверенным фактическим материалом.

Первым большим вкладом в накопление фактического материала, подготовившим создание экспериментальной генетики как самостоятельной научной дисциплины, являются исследования действительного члена Российской академии наук Иозефа Готлиба Кельрейтера (1733—1806). Кельрейтер провел обширные исследования по искусственно получению отдаленных гибридов у многих видов

растений, обнаружил явление расщепления некоторых признаков исходных форм в старших поколениях гибридов и первым установил существование гибридной мощности у экспериментально получаемых растительных гибридов на примере полученных им межвидовых гибридов табака.

Французский ботаник Шарль Нодэн (1815—1899) произвел многочисленные опыты по получению и изучению отдаленных гибридов у различных растений. Эти опыты и теоретические заключения Нодэн изложил в сочинении «Новые исследования над гибридностью у растений», награжденном в 1862 г. Большой Золотой медалью Французской академии наук и доставившем ему широкую известность. Нодэн интересовался главным образом вопросом о возникновении и размножении видов и при изучении гибридов основное внимание обращал не на характер наследования отдельных признаков, а на передачу гибридному потомству общего облика исходных видов. Он считал, что получение гибридов подобно соединению двух несмешивающихся жидкостей, которые при подходящих условиях легко отделяются друг от друга, и писал по этому поводу: «...потомство некоторых гибридов, оплодотворенных собственной пыльцой, разделяется на две группы: одну — возвращающуюся к типу отца, другую — к типу матери, как если бы два искусственно соединенных в гибрид сока стремились отделиться один от другого, дабы положить конец ублудочной форме, не имеющей оснований для существования в природе»¹.

Очень важный вклад в выяснение сущности наследственности внес Грегор Мендель (1822—1884), опыты которого по скрещиванию растений лежат в основе большинства современных исследований по наследственности. Чех по национальности, монах францисканского монастыря в Брюнне, Г. Мендель вместе с тем преподавал естественные науки в реальном училище Брюнна и очень интересовался садоводством. В течение многих лет он все свободное время посвящал опытам по скрещиванию различных культурных растений. Основным объектом его опытов был ряд коммерческих сортов гороха, отличавшихся друг от друга по некоторым хорошо заметным признакам.

Мендель вел точные родословные записи, благодаря которым знал предков любого растения и подсчитывал число растений и число семян, отличавшихся друг от друга по отдельным альтернативным (взаимоисключающим) признакам. Эти подсчеты позволили ему изучить характер наследования отдельных признаков и открыть законы, по которым отдельные наследственные признаки передаются от родителей к детям и их более далеким потомкам.

Мендель установил, что наследование изученных им альтернативных наследственных признаков происходит совершенно незави-

¹ Избранные работы о растительных гибридах. М.—Л., Биомедгиз, 1935, с. 82.

сими друг от друга и так, как будто бы каждый из родителей представляет собой скопление независимых и раздельных признаков, существующих в виде «элементов», способных при половом размножении вступать в любые сочетания с другими «элементами». Эти «элементы» позднее были названы наследственными факторами, или генами. Мендель сформулировал три правила наследственности (см. гл. 4).

В 1865 г. на двух заседаниях Брюннского общества естествоиспытателей (8 февраля и 8 марта) Г. Мендель доложил результаты своих опытов, а в 1866 г. этот доклад под названием «Опыты над растительными гибридами» был напечатан в «Трудах Брюннского общества естествоиспытателей». В докладе Мендель кратко и точно описал результаты своих опытов и четко изложил сделанные им выводы.

Открытые Менделем законы наследственности противоречили господствовавшим в то время представлениям о наследственности. Мендель в своих исследованиях демонстрировал открытые им правила наследственности только на горохе и фасоли и не смог подтвердить их в опытах на других растениях. Вследствие этого открытия Менделю не получили признания его современников и вскоре были почти совсем забыты. В течение 35 лет после опубликования работы Менделя ссылки на нее были сделаны только в трех публикациях.

В 1900 г. почти одновременно и независимо друг от друга три исследователя: Г. де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. Чермак в Австрии проделали опыты по скрещиванию растений, аналогичные опытам Менделя, и сформулировали правила наследственности, подобные правилам наследственности Менделя. Эти исследователи установили, что Г. Мендель опередил их на 35 лет и единодушно назвали переоткрытые ими закономерности наследственности правилами, или законами, Менделя. Опубликование работ де Фриза, Корренса и Чермака обычно называют вторичным открытием законов Менделя и 1900 г. считается официальной датой начала существования экспериментальной генетики как самостоятельной науки.

В период «вторичного открытия законов Менделя» общее состояние биологических наук было совсем другим, чем во времена Менделя. Представления о сущности наследственности, к этому времени получившие широкое распространение, уже не противоречили открытым Менделем законам наследственности и не препятствовали широкому признанию их. Микроскопическое строение клеток и ядер и поведение хромосом в митозе и мейозисе, аналогичное поведение «элементов» Менделя (генов современной генетики) уже были открыты и точно установлены. И, наконец, само «вторичное открытие законов Менделя» было произведено не на 1—2 объектах, а сразу у многих различных видов культурных растений. Кроме того, вскоре появилось много исследований, подтверждавших законы Менделя на представителях самых разнообразных видов растений и животных.

В связи с этим законы Менделя сразу же после их вторичного открытия получили широкое признание в качестве универсальных законов наследственности и вскоре появилось очень большое количество экспериментальных исследований, основанных на изучении и приложении законов Менделя. Начали издаваться специальные журналы, были созданы научные общества и научные учреждения, стали собираться международные конгрессы, посвященные экспериментальному изучению наследственности на базе законов Менделя.

Очень важный шаг вперед в экспериментальном изучении наследственности сделал американский ученый Томас Гент Морган (1866—1945), имя которого связано с созданием хромосомной теории наследственности. Морган вместе с его многочисленными учениками и последователями, начиная с 1909 г., проводил обширные исследования с плодовой мушкой *Drosophila melanogaster*, которая является исключительно удобным объектом для экспериментального изучения наследственности. В результате этих исследований было установлено, что наследственные факторы — гены, расположены в хромосомах, являются небольшими участками хромосом, и составлены карты хромосом, изображающие взаимное расположение генов в хромосомах.

На основании этих исследований Морган сформулировал четвертый закон наследственности — закон сцепления, который теперь часто называют законом Моргана. Несколько позднее им была доказана универсальность закона сцепления и создана хромосомная теория наследственности, основанная на признании хромосом главной материальной основой наследственности.

В нашей стране первым откликом на исследования Менделя было краткое, но четкое изложение его исследований в магистерской диссертации ботаника И. Ф. Шмальгаузена: «О растительных помесях», опубликованной в 1874 г.

Очень подробное изложение учения Менделя и его применения в животноводстве дано в монографии Е. А. Богданова «Менделизм или теория скрещивания», опубликованной в 1914 г.

После Великой Октябрьской революции крупные советские учёные своими трудами обеспечили науке Советского Союза ведущую роль в разработке экспериментальной генетики и в приложении экспериментальной генетики к селекции культурных растений и животных.

С. Г. Навашин и Г. А. Левитский в цитологии растений, И. В. Мичурин, Н. И. Вавилов и Н. В. Цицин в прикладной ботанике и генетике растений, Н. К. Кольцов, А. С. Серебровский и Н. П. Дубinin в цитологии и генетике животных, И. Ф. Иванов в селекции животных и их многочисленные ученики и последователи внесли очень существенный вклад в углубление и расширение теоретических исследований в области экспериментальной генетики и в приложение достижений экспериментальной генетики к разрешению ряда важных прикладных вопросов народного хозяйства СССР.

Исследования А. С. Серебровского и Н. П. Дубинина, выполненные в 30-х годах, предвосхитили ряд важнейших достижений экспериментальной генетики наших дней. Эти исследователи разработали так называемую центровую теорию гена, основанную на признании делимости гена и расположении субъединиц гена в линейном порядке в пределах гена. Эта теория первоначально была встречена довольно скептически многими видными генетиками, но позднее полностью подтвердилась и получила признание в качестве органической составной части современных представлений о строении гена.

Дело в том, что успехи хромосомной теории наследственности превратили ее в быстро развивающуюся и процветающую научную дисциплину, достижения которой имели решающее значение для плодотворного развития всего комплекса теоретических и прикладных биологических наук. Но при этом был захвачен только верхний пласт закономерностей наследственности и изменчивости, глубинные же пласти этого очень важного и сложного явления оставались почти совершенно не изученными.

Генетика 30—40-х годов хорошо знала процессы, связанные с взаимодействием микроскопических и макроскопических структур: поведение хромосом в митозе и мейозе, законы передачи наследственных факторов от одного поколения к другому, влияние внешних условий на формирование отдельных признаков в процессе индивидуального развития. Но процессы, зависящие от взаимодействия субмикроскопических структур и происходящие на молекулярном уровне — химическое и физическое строение генов, биохимические процессы, при помощи которых гены контролируют обмен веществ клетки и формирование основных признаков и свойств, механизм репродукции генов и синтеза белков-ферментов, — все еще оставались неизвестными.

Для решения этих вопросов объекты изучения и методы изучения, которые генетики использовали раньше, были явно недостаточны и требовали замены, дополнений и усовершенствований. Выяснение их связано с широким использованием в генетике новых объектов: грибов, бактерий и вирусов, которые благодаря своему быстрому размножению и простоте и дешевизне лабораторного выращивания позволяют использовать в опытах по изучению наследственности тысячи поколений, сменяющихся одно за другим, и миллиарды отдельных особей в каждом поколении.

Методы изучения закономерностей наследственности были усовершенствованы и дополнены приемами, основанными на достижениях физики и химии, которые открыли возможность для изучения структур, соответствующих большим молекулам, и изучения биохимических процессов, происходящих на молекулярном уровне.

Было установлено, что гены являются молекулами дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) или участками молекул ДНК, выяснено физическое строение и способы репродукции молекул нукleinовой кислоты и открыт механизм образования белка по моделям

нуклеиновых кислот. Обнаружено, что гены имеют сложное строение и могут быть подразделены на субъединицы, расположенные в линейном порядке. Вместе с тем стали ясны и те физические и химические процессы, при помощи которых наследственная основа (набор генов организма,— геном) определяет основные особенности онтогенеза и формирование отдельных признаков. Этот новый раздел генетики называют молекулярной генетикой.

Успехи молекулярной генетики значительно увеличили познавательное значение генетики и вместе с тем открыли новые возможности использования этой науки для разрешения важных практических вопросов.

ГЛАВА I

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

В живой клетке при мягких условиях: нормальной температуре, давлении и кислотности, близкой к нейтральной, с большой скоростью и исключительной точностью совершаются сложнейшие химические процессы. Способность к их осуществлению устойчиво передается от одной клетки к другой как в пределах одного многоклеточного организма, так и при переходе от одного поколения к другому в процессе полового размножения. При этом клетки обеспечивают передачу материальных основ наследственности от одного поколения к другому. Замечательные особенности живой клетки выработаны естественным отбором в течение многих сотен миллионов лет органической эволюции и выражены в химическом составе и морфологическом строении клеток.

Биосинтез клетки. Химический состав клеток очень сложен и разнообразен. В клетку входят многие неорганические и органические вещества, состав которых стойко сохраняется во многих поколениях клеток, что зависит от устойчивого сохранения основных особенностей биосинтеза клетки, которые определяются взаимодействием двух групп наиболее сложных органических веществ — белков и нуклеиновых кислот. Белки участвуют во всех основных химических превращениях, происходящих в клетках, в то время как нуклеиновые кислоты обеспечивают при размножении этих клеток стойкое сохранение всего многообразия белков, свойственного определенным клеткам.

Замечательная особенность многих белков заключается в их способности к ферментативному управлению химическими реакциями, происходящими в клетке. Такие *белки-ферменты* обеспечивают синтез различных углеводов, жиров, аминокислот, витаминов и ряда других химических соединений, не принимая непосредственного участия в синтезе этих веществ, благодаря чему одна молекула белка-фермента может определить синтез многих сотен молекул определенного углевода или витамина, не разрушаясь и не изменяя своего строения. Существует большое количество различных белков-ферментов, но каждый из них обеспечивает только одну из ферментативных реакций, происходящих в клетке.

Ферментативные свойства белков зависят от их химического строения. Белки имеют крупные молекулы и являются гетерополимерами с очень большим молекулярным весом. В состав белков входят многие десятки и даже сотни мономеров, которые являются остатками аминокислот. В настоящее время известно 20 амино-

кислот, обычно входящих в состав белков: это аланин, глицин, изолейцин, пролин, фенилаланин, тирозин, триптофан, серин, треонин, цистеин, метионин, аргинин, гистидин, лизин, аспарагин, аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота, глутамин, лейцин и валин.

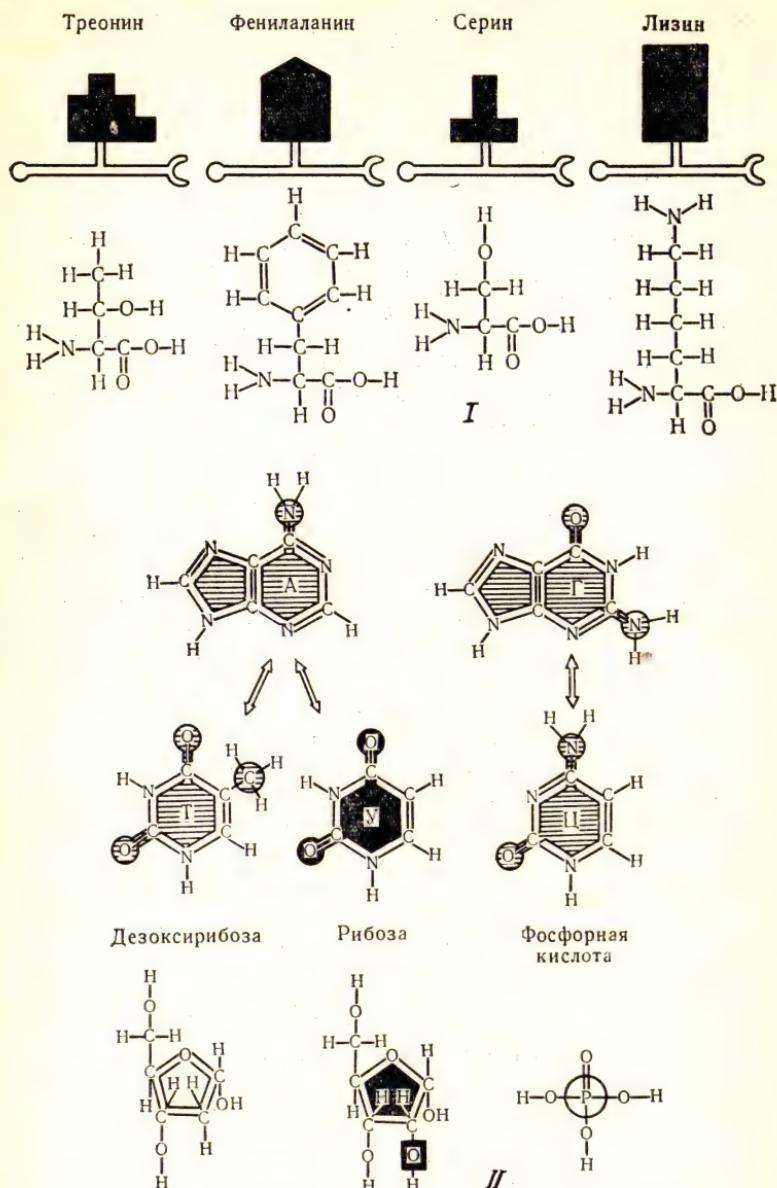


Рис. 1. Некоторые аминокислоты, входящие в состав белков (*I*); азотистые основания и углеводы, входящие в состав ДНК и РНК (*II*)
(по Хервиц, Ферс и Ниренбергу)

Аминокислоты одновременно содержат кислотную группу COOH и основную группу NH₂, благодаря чему легко соединяются между собой и дают начало полимерным соединениям — полипептидам и белкам. Строение некоторых аминокислот, входящих в состав белков, изображено на рисунке 1, I. Белки отличаются друг от друга количеством входящих в них остатков аминокислот, качественным составом аминокислот и взаимным расположением (последовательностью) различных аминокислот, входящих в состав соответствующих белков и полипептидов. Последовательность аминокислот имеет очень важное значение; от нее в активных участках белков зависят специфические особенности их ферментативной активности и способность обеспечивать синтез тех или иных органических соединений.

Установлено, что белки-ферменты принимают активное участие в биосинтезе клетки, но не способны воспроизводить подобные молекулы таких же белков-ферментов. Сохранение полного набора белков-ферментов в материнских и дочерних клетках осуществляется при помощи другой группы гетерополимеров — различных разновидностей нуклеиновых кислот. Нуклеиновые кислоты в отличие от белков не имеют широкого спектра ферментативных свойств, но обладают способностью воспроизводить себе подобные молекулы и контролируют синтез строго специфических белков-ферментов.

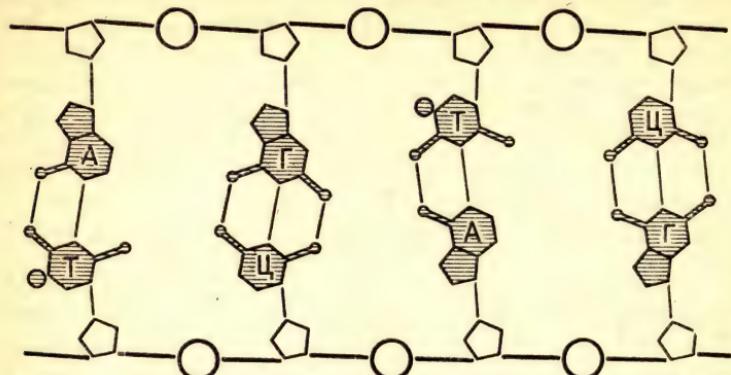
Нуклеиновые кислоты относятся к гетерополимерам с очень большим молекулярным весом, а мономерами, из которых они слагаются, являются остатки различных нуклеотидов. В состав нуклеотидов в свою очередь входят остатки фосфорной кислоты, определенного углевода и соответствующего азотистого основания.

В процессах наследственности и развития организмов ведущую роль играют две формы нуклеиновых кислот; несут разные функции, отличаются химическим строением и локализацией в клетке. Это *дезоксирибонуклеиновая кислота — ДНК* и *рибонуклеиновая кислота — РНК*.

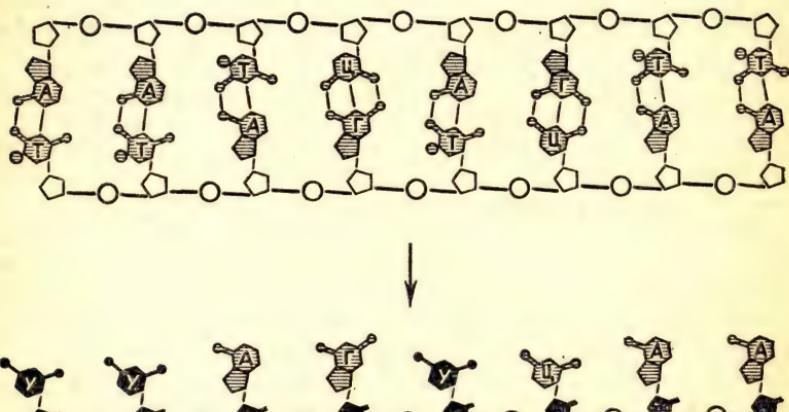
ДНК располагается главным образом в ядрах, преимущественно в хромосомах. Биологическая роль ДНК состоит в передаче наследственной информации (в частности, способности к синтезу строго специфических белков-ферментов) от материнских клеток к дочерним, а при половом размножении — от одного организма к другому. Нуклеотиды, которые, соединяясь между собой, способны образовывать полимерную молекулу ДНК, состоят из остатка фосфорной кислоты, остатка углевода дезоксирибозы и остатка одного из следующих четырех азотистых оснований: двух пуринов — аденина и гуанина и двух пиrimидинов — тимина и цитозина (см. рис. 1, II).

Молекулы, возникающие в результате соединения азотистых оснований с пятиатомными моносахаридами — пентозами (рибозой или дезоксирибозой), называются нуклеозидами (см. рис. 1, II). В результате соединения нуклеозидов с фосфорной кислотой образуются нуклеотиды, или нуклеозид-фосфаты. В молекуле ДНК

нуклеозиды связаны между собой остатками фосфорной кислоты таким образом, что два соседних нуклеозида (точнее, остатки двух нуклеозидов) присоединены к одному остатку фосфорной кислоты, который и связывает их. В результате образуется длинная неразветвленная цепь молекул полинуклеотида, в состав которой



I



II

Рис. 2. Строение молекулы ДНК (I); синтез молекулы информационной РНК по модели ДНК (II) (по Ниренбергу)

входят многие сотни остатков нуклеотидов. Своебразная особенность молекулы ДНК в том, что она состоит из двух нитей, связанных между собой водородными мостиками и взаимно дополняющих друг друга таким образом, что аденин одной нити всегда связан водородным мостиком с тимином другой нити, а гуанин

одной нити всегда бывает связан водородной связью с цитозином другой (рис. 2, I).

Благодаря такому строению молекулы ДНК составляющие ее нити при подходящих условиях могут расходиться и затем достраивать дополнительные к ним нити, давая таким образом начало двум дочерним молекулам ДНК, полностью подобным исходной молекуле ДНК. Это замечательное свойство молекул ДНК лежит в основе их способности к авторепродукции, полному сохранению при делении клеток и к передаче благодаря этому наследственной информации от материнских клеток к дочерним.

Специфические особенности молекул ДНК, как и молекул белков, зависят от количества, качественного состава и взаимного расположения входящих в них мономеров — нуклеотидов. Свойства молекул ДНК, заключающих одинаковое количество одних и тех же нуклеотидов, но имеющих иное взаимное расположение их, резко различны.

В настоящее время установлено, что наследственные факторы — гены, являются специфическими молекулами ДНК или функционально обособленными участками таких молекул и что устойчивая передача генов от родителей к потомкам в течение длинного ряда поколений зависит в первую очередь от способности молекул ДНК к авторепродукции.

Кроме способности к авторепродукции, молекулы ДНК обладают еще одной замечательной особенностью. При соответствующих условиях они способны обеспечить синтез аналогичных им молекул рибонукleinовой кислоты — РНК; аналогичных, но не тождественных, потому что в состав молекул РНК входит не дезоксирибоза, а *d*-рибоза и вместо тимина они заключают другой пиримидин — урацил. Но взаимное расположение нуклеотидов в такой РНК полностью соответствует расположению их в той молекуле ДНК, по модели которой строится эта РНК. Так как главное значение для определения основных свойств нуклеиновых кислот имеет именно взаимное расположение нуклеотидов, то свойства такой РНК в значительной мере соответствуют основным свойствам той молекулы ДНК, по модели которой она построена, благодаря чему она вполне пригодна для передачи наследственной информации из ядра в цитоплазму. Эта форма РНК называется информационной РНК и играет очень важную роль в биосинтезе клеток и в индивидуальном развитии организма. Чтобы лучше разобраться в таком важном явлении, необходимо рассмотреть химическое значение и основные свойства рибонуклеиновых кислот. Рибонуклеиновые кислоты РНК располагаются главным образом в цитоплазме клетки, но встречаются также и в ядре. Кроме информационной РНК, в клетке всегда есть и формы РНК, имеющие другое химическое строение и выполняющие совсем иные функции.

Есть особенности, общие для всех форм РНК. Как и ДНК, молекулы РНК состоят из остатков нуклеотидов, соединенных в длинную неразветвленную нить. Наиболее подробно изученные

формы РНК, в отличие от ДНК, состоят не из двух нитей, а из одной, не способны к делению и образуются по моделям соответствующих молекул ДНК.

Но есть убедительные данные о том, что существуют и формы РНК, способные к авторепродукции (РНК ряда вирусов), однако механизм их авторепродукции изучен недостаточно полно.

В клетках растений и животных наиболее подробно изучены структура и функции двух форм РНК: информационной РНК и РНК переносчика (или растворимой РНК).

Информационная РНК представлена большими молекулами длиной от одной до нескольких сотен нанометров. Эти молекулы состоят из субъединиц. Растворимая РНК представлена молекулами средней величины, состоящими из 70 субъединиц, общая длина которых 25 нм. Существует около 60 рибонуклеиновых кислот этой формы РНК, которые соответствуют 20 аминокислотам, входящим в белки. Транспортные РНК, соединяясь с этими аминокислотами, активизируют их.

Кроме того, есть еще особая форма РНК, входящая в состав рибосом — очень маленьких клеточных органоидов (состоящих на 40% из белка и на 60% из РНК), диаметр которых составляет примерно 20 нм.

Взаимодействие этих трех форм РНК обусловливает второе замечательное свойство нуклеиновых кислот — их способность контролировать синтез строго специфических белков-ферментов.

Биосинтез белков происходит следующим образом: молекула или несколько разных молекул информационной РНК, сформировавшихся по образцу одной или нескольких молекул ДНК, расположенных рядом друг с другом в одной хромосоме, отделяются от хромосомы и выходят из ядра в цитоплазму.

В цитоплазме к такой молекуле или группе молекул РНК подходят различные молекулы растворимой РНК вместе со связанными с ними молекулами соответствующих им аминокислот. После этого к информационной РНК присоединяются одна или несколько рибосом и начинают медленно продвигаться вдоль молекулы информационной РНК. При этом рибосомы активируют растворимую РНК и вызывают отделение растворимой РНК от информационной РНК, отделение аминокислот от растворимой РНК и соединение аминокислот между собой в полипептидную цепь в той последовательности, в которой они были расположены вдоль молекулы информационной РНК.

В заключение происходит разъединение молекулы информационной РНК, свободных молекул растворимой РНК и молекулы белка-фермента, последовательность расположения аминокислот в которой строго соответствует расположению соответствующих им сочетаний азотистых оснований в модельной молекуле информационной РНК (см. рис. 2, II). Белки-ферменты начинают функционировать и обеспечивают образование тех органических веществ, с синтезом которых они связаны в ферментативном дей-

ствии. Среди белков-ферментов есть и такие, которые контролируют синтез различных аминокислот и азотистых оснований, т. е. веществ, в свою очередь необходимых для образования белков и нуклеиновых кислот.

Клетки высших растений и животных содержат информацию для синтеза многих тысяч различных белков-ферментов и каждая из них обладает способностью производить ежеминутно тысячи различных, но строго определенных молекул белков.

Но для нормального прохождения этих разнообразных ферментативных процессов и всего очень сложного и тонко согласованного процесса биосинтеза, протекающего в клетке, помимо присутствия всех исходных химических веществ и соответствующих катализаторов, необходимо еще и определенное структурное подразделение клетки, так как многие из этих процессов взаимно исключают друг друга и для нормального завершения должны быть надежно изолированы один от другого. И действительно, живая клетка имеет очень сложную архитектуру, ее морфологическое строение (под влиянием естественного отбора в течение многих миллионов лет эволюции) хорошо приспособлено к разнообразным ферментативным процессам, протекающим в клетке, и обеспечивает достаточно надежную взаимную изоляцию тех процессов, которые такой изоляции требуют.

Строение клетки. Современные живые организмы различны по уровню организации и сложности строения. Наряду с ультрамикроскопически малыми и очень просто устроеными живыми существами, стоящими на доклеточном уровне развития (фаги и вирусы), и микроскопически малыми бактериями, имеющими примитивные клетки, существуют макроскопически крупные высокоорганизованные многоклеточные живые организмы, клетки которых имеют очень сложное и совершенное строение и часто

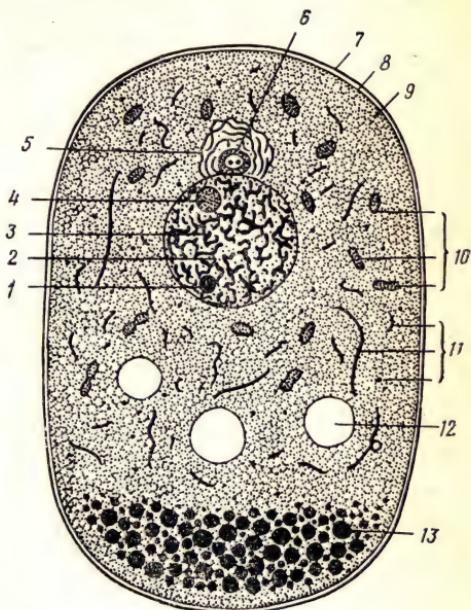


Рис. 3. Схема строения клетки, основанная на наблюдениях в обычный микроскоп (по Свенсон):

1 — кариосома или хроматиновое ядрышко, 2 — оксихроматин или линин, 3 — базихроматин, 4 — плазмосома или истинное ядрышко, 5 — тельца Гольджи, 6 — центральное тельце, 7 — истинная клеточная стенка или оболочка, 8 — плазменная оболочка, 9 — кортикальный слой, 10 — пластиды, 11 — хондиосомы, 12 — вакуоль, 13 — пассивные мета- и параплазматические включения

подвергаются далеко идущей специализации для выполнения строго определенных функций.

Размеры клеток варьируют в довольно широких пределах: от 1—2 мкм (клетки многих бактерий) до нескольких сантиметров в диаметре (клетки паренхимы некоторых сочных плодов и яйцеклетки птиц и рептилий), чаще же всего клетки микроскопически

малы, видимы только вооруженным глазом и имеют диаметр от 20 до 50 микрометров (мкм).

В состав типичной неспециализированной клетки входят: ядро, цитоплазма, различные органоиды и клеточная мембрана (рис. 3).

Цитоплазма в большинстве клеток составляет основную массу клетки. Под обычным микроскопом цитоплазма имеет вид прозрачного бесструктурного вещества. При изучении под электронным микроскопом установлено, что она включает гранулы ультрамикроскопических размеров (от 15 до 20 нм в диаметре) — рибосомы, состоящие из РНК и белка и связанные с различными мембранами (рис. 4). Кроме того, в ней часто есть различные нити, также ультрамикроскопических размеров. Цитоплазма представляет собой коллоидный раствор, причем внутренняя

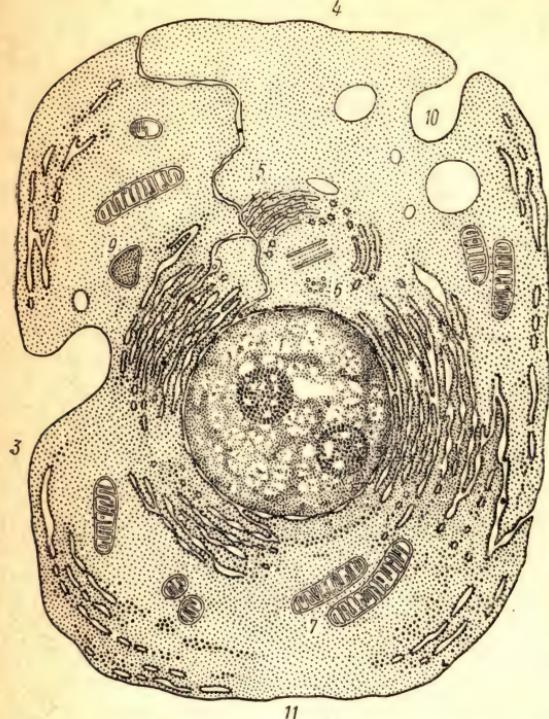


Рис. 4. Схема строения клетки, основанная на наблюдениях в электронном микроскопе (по Брашке):

1 — ядро, 2 — ядрышко, 3 — ядерная оболочка, 4 — цитоплазма, 5 — аппарат Гольджи, 6 — центросомы, 7 — митохондрии, 8 — эндоплазматическая сеть, 9 — лизосома, 10 — пиноцитозный пузырек, 11 — клеточная мембрана

часть цитоплазмы клетки — эндоплазма — отличается меньшей вязкостью (ее вязкость только в 2—10 раз больше вязкости воды), в то время как периферический слой цитоплазмы — эктоплазма — имеет значительно большую вязкость и лишен гранул.

Кроме рибосом, цитоплазма включает различные микроскопически мелкие тельца, известные под названием клеточных органоидов: пластиды, хондриосомы, тельца Гольджи (диктиосомы) и т. д.

Наиболее крупными среди клеточных органоидов являются **пластиды**. Средние размеры пластид составляют 4—6 мкм в диа-

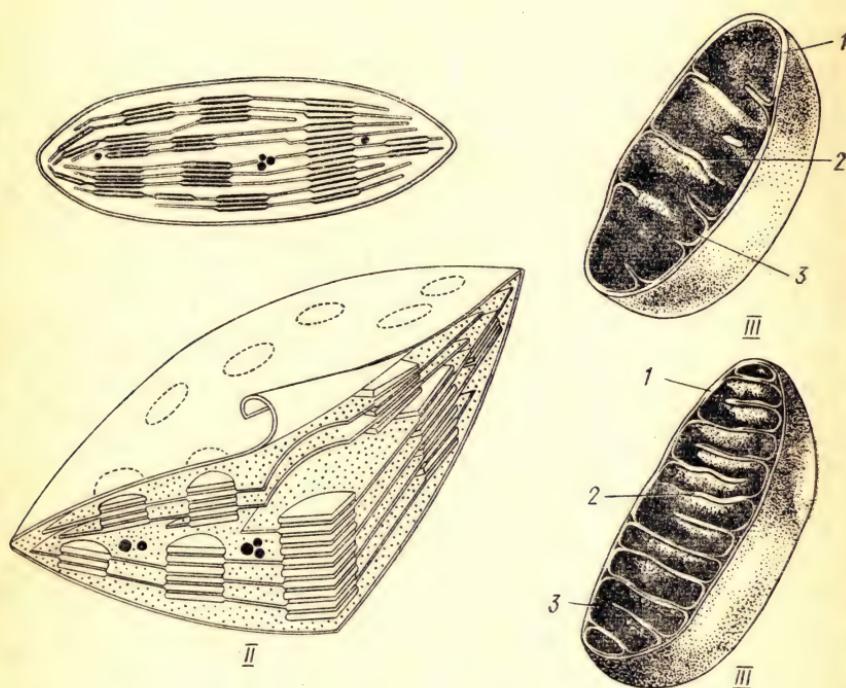
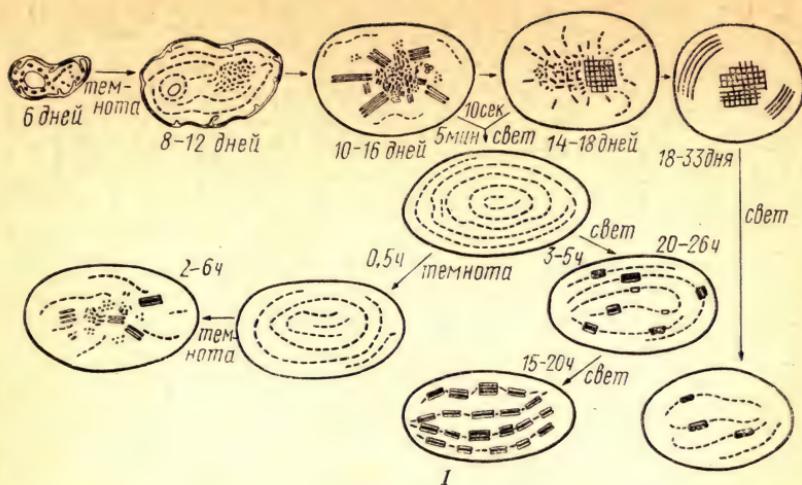


Рис. 5. Развитие пластид (по Вильсону и Морисону):

I — схематическое изображение изменения структуры пластид в этиолированных первичных листьях *Phaseolus vulgaris* L., выращенных на свету и в темноте; II — субмикроскопическое строение хлоропласта (вверху — поперечный разрез, внизу — трехмерное строение хлоропласта); III — субмикроскопическое строение хондриосом (1 — внешние пограничные мембранны, 2 — поперечные мембранны — кристы, 3 — внутренние пограничные мембранны)

метре, но есть как более мелкие пластиды, так и значительно более крупные (например, хлоропласти зеленых водорослей). Пластиды встречаются у всех растений, за исключением бактерий, грибов и некоторых водорослей, и отсутствуют у животных. Мелкие бесцветные пластиды, встречающиеся в половых и эмбриональных клетках, известны под названием лейкопластов. Увеличиваясь в размерах и подвергаясь специализации, лейкопласти превращаются в пластиды, приспособленные к выполнению особых функций в биосинтезе клетки: амилопласти, образующие крахмал; хромопласти, образующие различные пигменты; хлоропласти, в которых заключается хлорофилл и происходит фотосинтез и т. д. (рис. 5, I, II).

По-видимому, существуют различные лейкопласти, способные превращаться в строго определенные специализированные пластиды, но по внешнему виду такие лейкопласти пока не удается отличить одни от других. Установлено, что лейкопласти заключают некоторое количество ДНК, определяющей их дальнейшую специализацию.

Пластиды размножаются путем деления, но их деление не сопровождается делением клеток, и при делении клеток пластиды распределяются между дочерними клетками пассивно. Пластиды определяют одну из форм внедерной наследственности — пластидную наследственность, примером которой могут служить некоторые случаи пестролистности, возникающие в результате мутаций хлоропластов, вызывающих потерю этими пластидами способности к образованию хлорофилла.

Хондриосомы, или **митохондрии**, представляют собой микроскопически малые округлые или палочковидные тельца, ширина которых варьирует от 0,2 до 2 мкм, а длина от 0,5 до 7 мкм. Эти тельца очень изменчивы: маленькие округлые хондриосомы часто сливаются, давая начало палочкообразным хондриосомам; наоборот, палочкообразные хондриосомы легко распадаются на несколько более мелких округлых хондриосом; хондриосомы легко разрушаются при фиксации, особенно если в состав фиксаторов входит уксусная кислота, и хорошо окрашиваются такими красителями, как гематоксилин и кислый фуксин. Хондриосомы состоят из белков (от 65 до 80 %), липидов (от 20 до 30 %) и небольшого количества РНК и ДНК.

В настоящее время при помощи поляризационной микроскопии и электронного микроскопа субмикроскопическая структура хондриосом уже довольно хорошо изучена. Хондриосомы имеют две мембранны, между которыми находится водянистая жидкость. От внутренней мембранны в глубь хондриосом отходят многочисленные выступы, называемые гребнями или кристами (см. рис. 5, III).

Установлено, что хондриосомы — главные энергетические центры клетки, где вследствие окисления различных органических кислот (цикл Кребса) происходит образование молекул аденоинтрифосфата (АТФ), которые заключают макроэнергические связи, богатые легко доступной энергией. АТФ — источник энергии для

большинства биохимических процессов, связанных с потреблением энергии и происходящих в живой клетке в процессе ее биосинтеза. Недавно в хондриосомах обнаружено наличие ДНК и установлено, что ДНК хондриосом определяет некоторые формы цитоплазматической наследственности.

Гольджи-аппарат (*тельца Гольдже*, или *диктиосомы*) широко распространен у животных. Электронномикроскопические исследования показали, что Гольджи-аппарат представлен мешочками, пузырьками и крупными прозрачными вакуолями, разбросанными по всей клетке (диффузная форма), или расположены между ядром и экскреторным полюсом клетки (локальная форма). Считается, что Гольджи-аппарат связан с секрецией клетки; он не только регулирует концентрацию и выделение секретов, вырабатываемых другими частями клетки, но и участвует также в выработке этих секретов.

Ядро — важнейшая составная часть клетки. В покоящейся клетке¹ ядро отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой и чаще всего имеет шаровидную или эллиптическую форму. Полость ядра заполнена ядерным соком (*кариолимфой*), вязкость которого отличается от вязкости цитоплазмы и часто бывает значительно ниже. Ядро не обладает способностью восстанавливать ядерную оболочку, поэтому при повреждении ее ядерный сок полностью вытекает в цитоплазму.

В каждом ядре имеются округлые тельца (одно или несколько), с большим коэффициентом преломления. Эти тельца называются ядрышками. Ядрышко не включает ДНК, но зато в нем имеется большое количество рибонуклеиновой кислоты и белка. Установлено, что ядрышко является активным центром синтеза рибосом: рибосомная РНК, образующаяся по моделям ДНК определенных участков хромосом, поступает в ядрышко, где, соединяясь со строго определенными белками, образует рибосомы.

Кроме ядрышек, в покоящемся ядре можно видеть большое количество переплетающихся между собой тонких нитей — хромонем, которые интенсивно окрашиваются гематоксилином и некоторыми другими красителями.

В некоторых ядрах встречаются еще довольно крупные глыбки хроматина, которые называются *кариосомами*, или *хроматиновыми ядрышками*.

В покоящейся клетке ядро отделено от цитоплазмы только полупроницаемой ядерной оболочкой и образует с цитоплазмой систему, находящуюся в состоянии динамического равновесия. Ни ядро без цитоплазмы, ни цитоплазма без ядра не способны к длительному самостоятельному существованию.

Вне клеток ядра вскоре погибают и до сих пор никому еще не удавалось культивировать ядра в искусственной питательной

¹ Это неудачное название применяется для состояния клетки между двумя делениями, хотя именно в это время в клетке совершаются все основные процессы ее жизнедеятельности и правильнее было бы назвать этот период не периодом покоя, а рабочим периодом, или интеркинезом.

среде. Фрагменты клеток, лишенные ядер, живут значительно дольше, чем изолированные ядра, и даже способны выполнять большую часть функций клетки — реагируют на раздражения, поглощают пищу, образуют клеточную оболочку, осуществляют фотосинтез и движение ресничек, но тем не менее и они выживают недолго и лишь в малой мере способны к росту и размножению.

Опыты показывают, что ядро покоящейся клетки непрерывно вырабатывает какие-то продукты, которые постоянно уносятся в цитоплазму и необходимы для нормальной жизнедеятельности клетки. Многое говорит за то, что среди этих продуктов наиболее важная роль принадлежит информационной РНК, так как без притока и-РНК цитоплазма не будет иметь постоянного пополнения наличных молекул белков-ферментов и не сможет синтезировать новых ферментов, необходимых для осуществления дальнейшего нормального развития клетки.

При помощи электронномикроскопических исследований установлено, что все живые клетки ограничены клеточной мембраной, толщина которой равна 8—10 нм. Эта мембрана состоит из чередующихся липидных и белковых слоев.

Мембрана — не мертвый продукт жизнедеятельности клетки, а органическая составная часть живой клетки, и ее полупроницаемость зависит от своеобразных биохимических процессов, связанных с затратой энергии и неотделимых от всего биосинтеза живой клетки. Клеточная мембрана способна восстанавливать (залечивать) небольшие повреждения и только очень большие повреждения мембранны вызывают вытекание цитоплазмы и гибель клетки.

Оболочка ядра и оболочки клеточных органоидов во многом сходны с клеточной мембраной и некоторые авторы даже предполагают, что все эти оболочки прямые производные клеточной мембранны и возникают в результате образования внутренних выростов с последующим полным отделением их.

Таким образом, в живой клетке имеются многочисленные хорошо изолированные локусы (органоиды). В локусах происходят разнообразные биохимические процессы, которые взаимно исключают друг друга и могут осуществляться только в совершенно различных условиях.

Высокоспециализированные клетки некоторых тканей у многоклеточных организмов, как правило, происходят от неспециализированных клеток, имеющих типичное строение в результате далеко идущей специализации. Она осуществляется в течение одного или ряда клеточных поколений и связана с приспособлением к наиболее совершенному выполнению какой-то одной определенной функции. Эта специализация может быть связана с приспособлением к усиленному выделению какого-то одного секрета, как у многих железистых клеток, проведению раздражений — у нервных клеток, выполнению функций увеличения прочности — у клеток костных тканей животных и склеренхимных клеток растений и т. д. Внешние изменения клеток при такой специализации могут быть поразительны, но их наследственные свой-

ства при этом не изменяются и в тех случаях, когда от них удаётся получить неспециализированное потомство, например в культуре тканей, это потомство оказывается одинаковым с исходными неспециализированными клетками и стоит на том же уровне совершенства и сложности.

Среди современных живых существ есть и такие, клетки которых несравненно более примитивны, чем типичные клетки высших растений и животных, — это *прокариоты*. Примером могут служить бактерии, клетки которых очень малы, не имеют пластид и заключают примитивные ядра, деление которых происходит во многом иначе, чем деление ядер типичных клеток. Еще более примитивно устроены вирусы и фаги, которые не имеют ни собственных клеток, ни собственной цитоплазмы и могут осуществлять обмен веществ только за счет извращения обмена веществ клеток тех организмов, в которых они паразитируют.

ГЛАВА 2

МИТОЗ И БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Материальной основой наследственности является реальная связь последовательных поколений, которая осуществляется в процессе воспроизведения и обеспечивает передачу от одного поколения к другому специфических молекул ДНК.

При бесполом размножении новые организмы возникают из отделяющихся частей или отдельных клеток старого организма. При развитии многоклеточного организма многочисленные клетки его обычно возникают в результате многократного деления одной исходной клетки. При половом воспроизведении исходная клетка возникает в результате соединения двух половых клеток — «гамет» в одну клетку — «зиготу», что существенно осложняет характер наследования.

Эквационное деление. Наиболее простой тип наследственности имеет место при бесполом размножении; при этом стойко сохраняются наследственные свойства организма. Эта форма наследственности обеспечивается так называемым эквационным делением клетки (лат. *aevsus* — равный), при котором полностью сохраняется количественный и качественный состав молекул ДНК ядра.

Эквационное деление клетки связано со сложными преобразованиями ядра — карокинезом, или митозом (рис. 6). Митоз подразделяется на ряд фаз: интеркинез, профаза, метафаза, анафаза и телофаза.

В промежутке между двумя делениями — в *интеркинезе* вся полость ядра заполнена тонкой сетью, состоящей из переплетающихся между собой очень длинных и тонких нитей — хромонем.

Начало профазы митоза связано с обособлением в сети покоящегося ядра длинных и тонких извитых нитей — хромосом (гр. *chrōma* — цвет и *sōma* — тело; хромосома — окрашенное тело). Количество хромосом у разных видов различно. Так, лесная

земляника имеет 14 хромосом, черная смородина — 16, человек — 46 и т. д. Но в пределах вида свойственное ему число хромосом сохраняется очень устойчиво.

В ранней профазе митоза хромосомы, вследствие спирального скручивания составляющих их нитей, утолщаются, укорачиваются

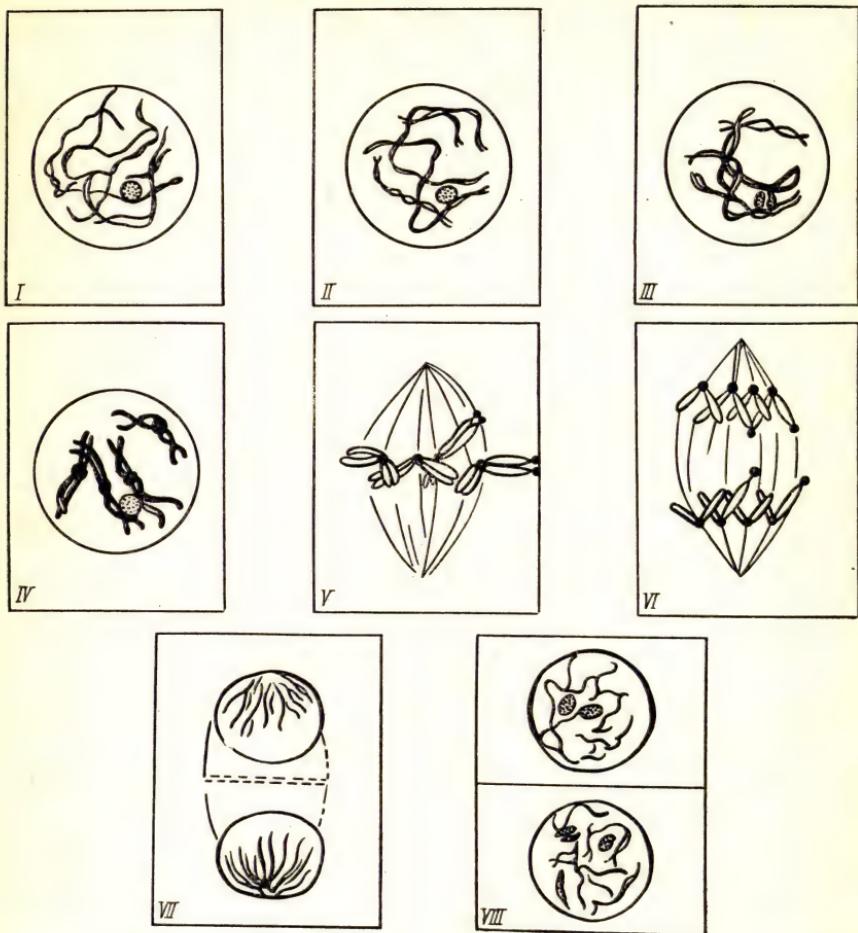


Рис. 6. Основные фазы митоза: I и II, III и IV — профаза; V — метафаза; VI — анафаза; VII — телофаза, VIII — интеркинез (по Свенсон) (I изд. стр. 24)

и становятся доступными для микроскопического изучения. При этом нитевидные образования, наблюдаемые в ранней профазе, уже двойные — состоят из двух дочерних нитей (так называемых хроматид), обычно обвивающих одна вокруг другой (II). Такое строение хромосом в ранней профазе говорит о том, что расщепление исходных одиночных нитей — хромонем происходит еще в покоящемся ядре — интеркинезе.

В средней и поздней профазе хромосомы в результате все более и более сильного скручивания нитей хроматид становятся все более короткими и толстыми (*III, IV*). Происходит как бы более плотная упаковка наследственного вещества, входящего в состав хромосом, подготавливающая его к беспокойному путешествию в процессе метафазы и анафазы.

В конце профазы оболочка ядра растворяется, ядрышко исчезает, а хромосомы оказываются свободно лежащими в цитоплазме, где они располагаются в центре клетки, образуя так называемую «экваториальную пластинку» (*V*). К этому времени оказывается вполне сформированным и «ахроматиновое веретено» — веретенообразная, состоящая из тонких волокон фигура, расположенная вдоль оси деления клетки. Концы ахроматинового веретена образуют «полюса» фигуры деления, а расширенная средняя часть занята хромосомами. Некоторые нити ахроматинового веретена прикрепляются к хромосомам, в строго определенных участках их, а другие свободно тянутся от одного полюса к другому.

В животных клетках возникновение «ахроматинового веретена» связано с особыми тельцами «центросомами», располагающимися на полюсах веретена. У высших растений клетки лишены центросом, и ахроматиновое веретено у них закладывается в виде двух «поллярных колпачков» — соответственно двум будущим полюсам веретена. Эта фаза кариокинеза называется *метафазой* и продолжается очень недолго, так как хроматиды, из которых состоят хромосомы, сразу же после сформирования экваториальной пластиинки разъединяются и начинают отходить к противоположным полюсам. Дольше всего хроматиды остаются связанными между собой в тех участках, к которым прикрепляются нити веретена, но затем именно эти участки быстрее всех остальных частей хромосом движутся к противоположным полюсам. При этом создается такое впечатление, как будто нити веретена, прикрепленные к хроматидам, растаскивают их к противоположным полюсам делящейся клетки. Эта фаза кариокинеза известна под названием *анрафазы* (*VI*). Достигнув полюсов ахроматинового веретена, хромосомы сбиваются в плотный клубок, внутри которого потом выделяются ядерный сок и ядрышко, а снаружи образуется ядерная оболочка (*телофаза*, *VII*).

Хромосомы сильно разрыхляются, соединяются между собой перемычками и постепенно образуют тонкую сеть, характерную для «покоящегося» ядра (*VIII*).

Затем происходит разделение клетки на две дочерних (путем перешнуровывания — у животных клеток или путем образования новой перегородки между дочерними клетками — у растений) и на этом кариокинетическое деление клетки заканчивается.

Таким образом, весь процесс митоза очень хорошо приспособлен к полному сохранению и правильному распределению между дочерними ядрами двух половинок хромосом (двух хроматид), которые образуются после разделения (точнее, после удвоения путем авторепродукции) исходных одиночных хромонем, происходящего

в «покоящемся» ядре. Благодаря этому каждое из дочерних ядер, возникающих в результате митоза, не только имеет точно такое же число хромосом, какое имело исходное материнское ядро, но и эти их хромосомы заключают весь набор наследственно активных веществ, имевшихся в хромосомах материнского ядра.

Биологическое значение этих особенностей митоза, обусловившее возникновение и закрепление их естественным отбором в процессе эволюции органического мира, в настоящее время в значительной мере выяснено в результате гистохимического изучения строения хромосом. Вместе с тем были изучены многочисленные преобразования хромосом во время митотического цикла. Эти исследования показали, что в состав хромосом входят ДНК, РНК и белки. Носителем наследственной информации в хромосомах являются молекулы ДНК, которые, соединяясь друг с другом концами, образуют длинную тонкую нить хромонемы. Молекулы РНК и белков связаны с этой нитью и, по крайней мере некоторые из них (молекулы РНК), синтезируются молекулами ДНК.

В «покоящемся» ядре молекулы ДНК хромосомы активно совершают свойственный им обмен веществ, который в основном состоит в обеспечении образования соответствующих им молекул РНК. В это время нити хромонем¹ еще не свернуты в спираль и длина их в сотни раз превышает длину соответствующих им хромосом в конце профазы и в метафазе. Длина этих нитей во много раз превышает диаметр ядра. Они многократно изгибаются, заполняя собой полость ядра и образуя тонкую сеть, характерную для покоящегося ядра.

Благодаря тому, что нет спирализации, увеличивается поверхность контакта хромонемы с ядерным соком и облегчается как синтез молекул РНК, так и авторепродукция молекул ДНК. В определенный момент интеркинеза в «покоящемся» ядре начинается авторепродукция молекул ДНК хромонемы, в процессе которой исходные продукты синтеза молекул ДНК (молекулы азотистых оснований, дизоксирибозы, фосфатов, нуклеозидов и мононуклеотидов), растворенные в ядерном соке, подходят к молекулам ДНК хромонемы, выстраиваются в порядке, строго соответствующем взаимному расположению нуклеотидов в модельной молекуле ДНК, под влиянием соответствующих ферментов соединяются между собой и образуют новую молекулу ДНК, строение которой полностью подобно строению модельной молекулы ДНК. (Перед репродукцией цепочки молекул ДНК расходятся и к ним достраиваются дополнительные цепочки, давая начало двум молекулам ДНК, см. гл. 17.) То же самое происходит и со всеми остальными молекулами ДНК хромонемы. В результате хромонемы оказываются состоящими из двух нитей-хроматид, полностью подобных друг другу.

¹ Под хромонемой понимается совокупность соединенных между собой и вытянутых молекул ДНК (которые у высших организмов связаны с ядерными белками), в то время как свернутая в спираль и уплотненная хромонема называется хромосомой.

Установить момент удвоения нитей хромонемы путем непосредственных микроскопических наблюдений невозможно, но это делается путем спектрофотометрических наблюдений; так как после удвоения нитей количество ДНК в ядре увеличивается в два раза. Таким путем установлено, что репродукция ДНК и образование хромонем, состоящих из двух хроматид, происходит во второй половине интеркинеза. После образования двуххроматидных хромонем нити хроматид, по-видимому, постепенно начинают скручиваться в спирали, что обусловливает медленное укорочение и утолщение хромонем и превращение их в короткие и компактные хромосомы. Момент, когда укорочение и утолщение заходит достаточно далеко и хромосомы вследствие этого становятся хорошо заметными при изучении их под оптическим микроскопом, и знаменует собой начало профазы.

Все последующие преобразования хромосом в течение профазы митоза связаны с возможно более надежной изоляцией молекул ДНК, после исчезновения ядерной оболочки и прямого соприкосновения ДНК хромосом с цитоплазмой, содержащей ряд химически активных веществ. Сильная спирализация нитей хроматид и увеличение количества молекул белка, облегающих хромосомы, надежно нейтрализуют эти вредные влияния и обеспечивают полное сохранение специфического строения молекул ДНК во время передвижения хромосом через цитоплазму клетки к противоположным полюсам в метафазе и анафазе кариокинеза.

В телофазе оболочка ядра восстанавливается, опасность повреждения молекул ДНК химически активными веществами исчезает, и хромосомы начинают постепенно раскручиваться и распрямляться, превращаясь в одиночные длинные тонкие нити, заполняющие всю полость ядра и характерные для покоящихся ядер. Для правильного понимания возникновения и передачи ряда наследственных изменений (соматические мутации и хромосомные перестройки) цикл репродукции и разделения нитей хромосом и расположенных в этих нитях молекул ДНК имеет существенное значение, и для обозначения различных стадий этого цикла разработана специальная номенклатура. Стадия, предшествующая синтезу новых молекул ДНК, обозначается как G_1 , стадия синтеза новых молекул ДНК как S и, наконец, постсинтетическая стадия обозначается как G_2 . Схематически цикл ДНК в клетках, делящихся кариокинетическим путем, изображен на рисунке 7.

Следовательно, в процессе кариокинетического деления ядра хромосомы играют очень важную роль и вопрос о строении и форме хромосом имеет существенное значение.

Число хромосом в различных клетках одного организма и в клетках различных организмов одного вида обычно одинаково (о некоторых исключениях из этого правила см. дальше). Определять число и форму хромосом удобнее всего в метафазе при рассмотрении экваториальной пластинки метафазных хромосом сверху. При таком рассмотрении у большинства организмов можно заметить, что хромосомы различаются по величине и форме.

Морфология хромосом. Примером различий морфологии хромосом может служить метафазная пластинка делящейся клетки из кончика корешка сложноцветного растения *Crepis capillaris*, за-

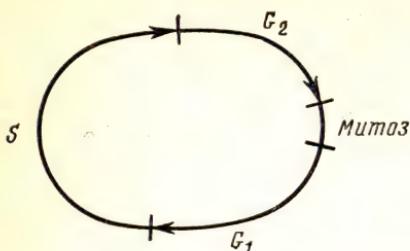


Рис. 7. Цикл ДНК в митотических клетках высших организмов: G_1 — предсинтетическая стадия, S — стадия синтеза ДНК, G_2 — постсинтетическая стадия

никшей в результате слияния двух половых клеток. Каждая из них имела в два раза меньше хромосом, чем делящаяся клетка из кончика корешка. Набор хромосом половых клеток называется простым, или гаплоидным (от греч. *haploos* — простой). Но число и форма хромосом в мужской и женской половых клетках были совершенно одинаковыми. Гаплоидный набор хромосом метафазной пластинки в пыльцевом зерне *C. capillaris* показан на рисунке 8, II.

Зигота, возникающая в результате соединения двух половых клеток и слияния их ядер, заключает наборы хромосом двух слившихся ядер и имеет двойное, или диплоидное, число хромосом (греч. *diploos* — двойной). Вполне понятно, что в диплоидных наборах каждый тип хромосом представлен двумя хромосомами, из которых одна получена от женской половой клетки, а другая от мужской.

Рассмотрим строение хромосом диплоидной метафазы *C. capillaris* более подробно. Нужно отметить, что все хромосомы метафазной пластинки имеют первичное расчленение, обусловленное местоположением первичной, или кинетической, перетяжки. Кинетическая перетяжка является местом прикрепления нитей веретена и в ней располагается небольшое округлое тельце, называемое

ключающей шесть хромосом (рис. 8, I). На пластинке можно выделить две большие хромосомы (A -хромосомы), две маленькие хромосомы (C -хромосомы) и две средней величины хромосомы (D -хромосомы). Эти пары отличаются друг от друга не только величиной, но и формой составляющих их хромосом, которая зависит от первичного и вторичного расчленения хромосом. Наличие двух хромосом каждого типа не случайность, так как все организмы, размножающиеся половым путем, происходят из зиготы, воз-

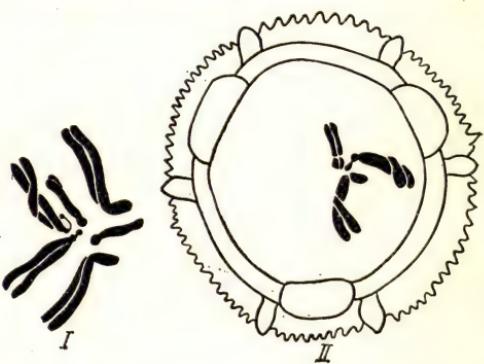


Рис. 8. Диплоидный и гаплоидный набор хромосом (*Crepis capillaris*). А — пластинка из кончика корешка; В — пластинка в пыльцевом зерне (по Левитскому)

ведущим, или кинетическим, тельцем, к которому и прикрепляются нити веретена. Все хромосомы, как правило, имеют кинетическую перетяжку и притом только одну. В случае отсутствия кинетической перетяжки или наличия двух кинетических перетяжек, хромосомы теряют способность правильно разделяться в кариокинезе и довольно быстро теряются или разрушаются.



Рис. 9. Первичное расчленение хромосом. Хромосомы: I — равноплечие; II — слегка неравноплечие; III — резко неравноплечие, или крючковидные; IV и V — головчатые; VI — бисквитообразные (по Левитскому)

Место расположения кинетической перетяжки у всех хромосом строго постоянно и в значительной мере определяет форму хромосом. Хромосомы подразделяются на: равноплечие (медиальные), слегка неравноплечие (субмедиальные), резко неравноплечие, или крючковидные (терминальные), и головчатые (рис. 9).

У *C. capillaris* большие A-хромосомы резко неравноплечие, а C и D-хромосомы головчатые, причем у C-хромосом головки сравнительно большие, а у D-хромосом — очень маленькие. Кроме того, D-хромосомы имеют еще и вторичное расчленение — маленький спутник в виде небольшого круглого тельца, прикрепленного к головке длинной тонкой нитью. Хромосомы со спутниками всегда связаны с ядрышком, в котором происходит сборка рибосом в результате соединения рибосомной РНК и белка. Нить, связывающая спутник с основным телом хромосомы, не подвергается спирализации, так как составляющая ее ДНК контролирует синтез рибосомной РНК, формирующуюся даже во время профазы и метафазы.

Вторичное расчленение хромосом многообразно и может быть представлено в форме различных спутников, вторичных перетяжек и ахроматиновых перерывов. В местах вторичного расчленения хромосом нет кинетических телец, а имеются просто малоспирализованные или слабо окрашивающиеся участки хромосом. Некоторые хромосомы совсем не имеют вторичного расчленения, в то время как у других оно выражено очень резко. У таких хромосом может быть несколько вторичных перетяжек при одновременном присутствии спутников и ахроматиновых перерывов. Примером различных форм вторичного расчленения хромосом могут служить хромосомы ячменя, изображенные на рисунке 10, Б, В.

Разница в величине хромосом и их первичном и вторичном расчленении у многих организмов позволяет хорошо отличать один тип хромосом от другого и узнавать все пары хромосом «в лицо».

При обычных способах фиксации и окрашивания препаратов, к сожалению, у многих объектов даже первичное расчленение хромосом выражено очень плохо, а вторичное остается совершенно непроявленным. Чтобы устранить это затруднение, крупный советский цитолог Г. А. Левитский разработал особую методику фиксации и окраски хромосом, позволяющую получить хорошее

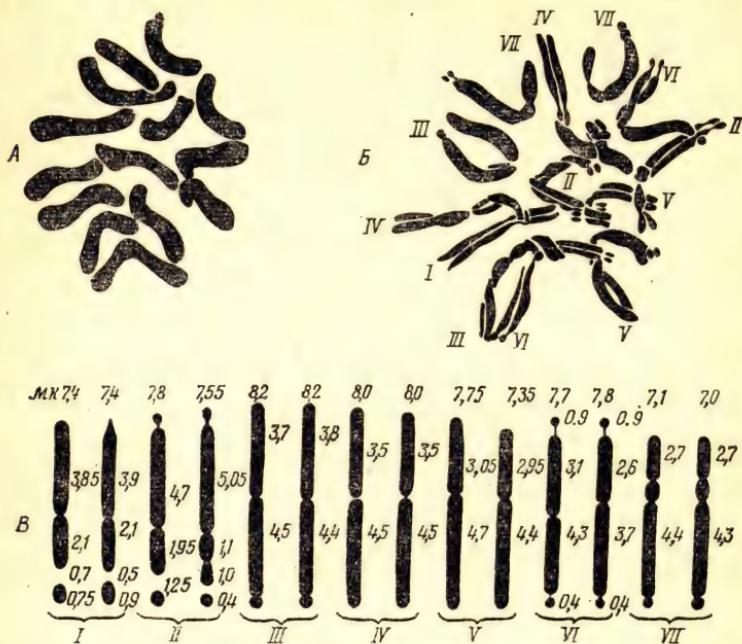


Рис. 10. Морфология хромосом у ячменя (*Hordeum vulgare*).
А — обычная методика; Б — методика Г. А. Левитского; В — количественная схема, полученная путем измерения хромосом; I—VII — обозначения различных пар хромосом (по Левитскому)

выявление первичного и вторичного расчленения хромосом у подавляющего большинства растительных и животных объектов. Преимущества этой методики ясно видны на рисунке 9, где изображена метафазная пластина из корешка ячменя, зафиксированного и окрашенного по старой методике (А), и метафазная пластина из кончика корешка ячменя, зафиксированного и окрашенного по методике Г. А. Левитского (Б)¹.

Методика Г. А. Левитского позволяет изучать и сравнивать морфологию хромосом у ряда представителей различных видов одного рода и видов, относящихся к различным родам. Такие сравнения показали, что обычно наборы хромосом видов одного рода во мно-

¹ Подробное изложение этой методики можно найти в работе Г. А. Левитского «Морфология хромосом». Сб. «Классики советской генетики». Л., 1968, с. 81—175.

гом сходны, но часто все же отличаются друг от друга по ряду существенных деталей (числу и форме хромосом). Примером такого соотношения наборов хромосом могут служить схематические изо-

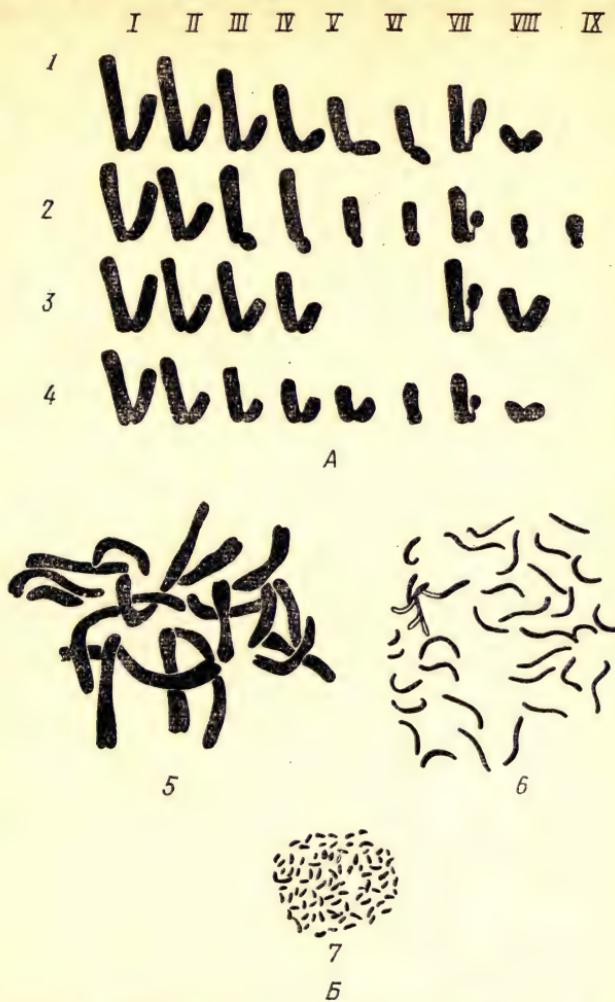


Рис. 11. Наборы хромосом (по Левитскому): А — виды рода *Ornithogalum*; Б — соматические пластинки хромосом видов рода *Cyclamen*:

1 — *O. narbonense*, 2 — *O. tempskianus*, 3 — *O. nanum*,
4 — *O. tenuifolium*, 5 — *C. libanoticum*, 6 — *C. africanum*,
7 — *C. persicum* var. *gigas*.

Обозначения вверху — отдельные хромосомы гаплоидных наборов

бражения наборов хромосом (кариограммы) четырех видов рода *Ornithogalum*, приведенные на рис. 11, А.

Виды различных родов обычно отличаются друг от друга еще сильнее. Помимо разницы в числе и форме хромосом, они довольно-

часто отличаются также и общей величиной хромосом. Но иногда и виды одного рода очень сильно отличаются друг от друга. Примером такого соотношения кариотипов видов одного рода могут служить метафазные хромосомы трех видов рода *Cyclamen* (Б).

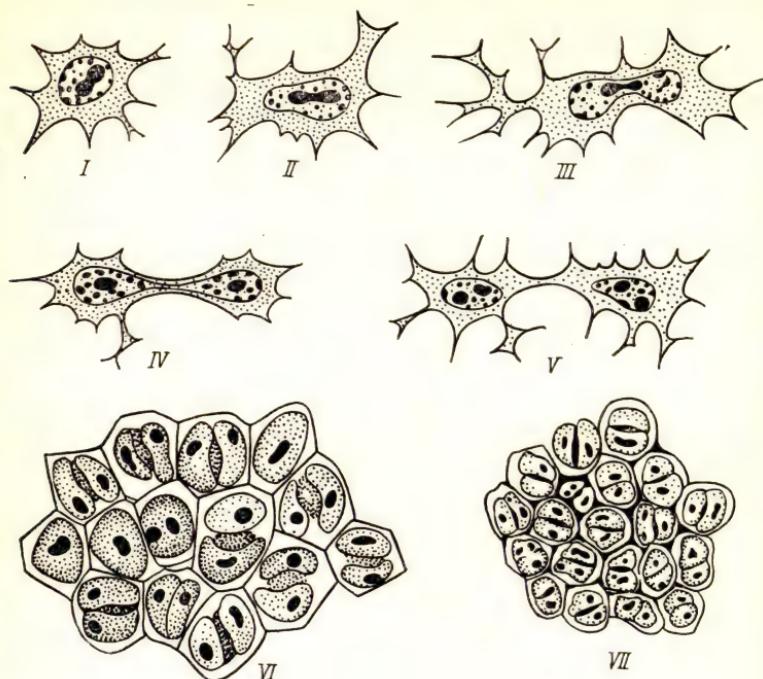


Рис. 12. Амитотическое деление: I—V — стадии, выбранные из фиксированных окрашенных препаратов синовиальных клеток мыши, расположенные таким образом, чтобы иллюстрировать серию, видимо, амитотических делений; VI — фолликулярные клетки из яичника клопа *Ne*; VII — то же из *Syromastes*, видны разные стадии предполагаемого амитоза (по Вильсону)

Как уже отмечено, постоянство числа хромосом в пределах организма не абсолютно — некоторые специализированные клетки имеют измененное, чаще всего увеличенное, число хромосом. В таких клетках это обычно происходит вследствие того, что у них хромосомы разделяются без последующего деления ядер и клеток.

Другой причиной появления клеток с измененными числами хромосом является так называемое прямое деление ядра, или амитоз. При амитозе ядро не подвергается сложным преобразованиям, характерным для митоза, и делится на две части путем простого перешнуровывания. При таком упрощенном делении ядра правильное расхождение половинок разделившихся хромосом в дочерние ядра отсутствует, они не получают полного набора хромосом мате-

ринского ядра и являются наследственно неполноценными. Различные случаи амитотического деления ядер изображены на рисунке 12.

В настоящее время общепризнано, что амитоз обычно бывает только в высокодифференцированных клетках с ослабленной жизнедеятельностью и в клетках, которые находятся на пути к вырождению. Особенно часто амитоз встречается в клетках переходящего характера, как-то: клетки плаценты, клетки зародышевых оболочек, вспомогательные питательные клетки и т. п. По-видимому, амитоз происходит только в тех случаях, когда возникающие в результате амитотического деления клетки в дальнейшем не делятся и не образуют новых клеток. В высокоспециализированных, выполняющих однообразные специфические функции, и в используемых в качестве питательных веществ недолговечных клетках отсутствие полного набора хромосом не имеет существенного значения, так как выполнять свои простые и однообразные функции такие клетки могут и за счет молекул РНК, полученных их цитоплазмой из полноценного ядра еще в исходной материнской клетке.

ДНК хондриосом и пластид и репродукция этих органоидов клетки. Хондриосомы относятся к наиболее распространенным форменным элементам цитоплазмы и встречаются почти во всех разновидностях растительных и животных клеток. Они представляют собой небольшие зернышки, палочки или нити, которые способны сливаться между собой, образуя сети или кольца. Хондриосомы состоят в основном из липидов и белков и, вследствие этого, легко растворяются в уксусной кислоте и других липидорастворителях. Поэтому микроскопическое изучение хондриосом, хорошо окрашающихся ядерными красками, возможно только на препаратах, зафиксированных фиксаторами без уксусной кислоты и других веществ, растворяющих липиды (хром-формольные и некоторые другие фиксаторы).

Установлено, что хондриосомы заключают ДНК и что коэффициент оседания в хлористом цезии у хондриосомной ДНК (1,707) существенно отличается от коэффициента оседания ядерной ДНК (1,698).

Хондриосомы способны к размножению путем деления, но у большинства растений и животных деление хондриосом по времени не совпадает с делением клетки и хондриосомы распределяются между дочерними клетками пассивно вместе с теми участками цитоплазмы, в которых они расположены. Есть организмы, у которых деление хондриосом совпадает с делением клеток и в дочерние клетки попадают половинки разделившихся хондриосом.

При этом у одних организмов хондриосомы выстраиваются около ахроматинового веретена делящегося ядра, делятся одновременно с хромосомами и их половинки расходятся в разные дочерние ядра (рис. 13). У других организмов к моменту деления клетки хондриосомы соединяются в несколько утолщенных палочкообразных тел или в одно кольцеобразное тело и затем эти тела выстраиваются около ахроматинового веретена делящегося ядра, делятся

одновременно с делением хромосом и образующиеся при этом половинки их отходят в разные дочерние клетки.

Пластиды являются форменными элементами цитоплазмы, характерными для растительных клеток. Пластиды значительно крупнее хондриосом и служат центрами ряда специфических реакций общего обмена веществ клетки: в одних пластидах происходит образование крахмала (амилопласты), в других вырабатываются

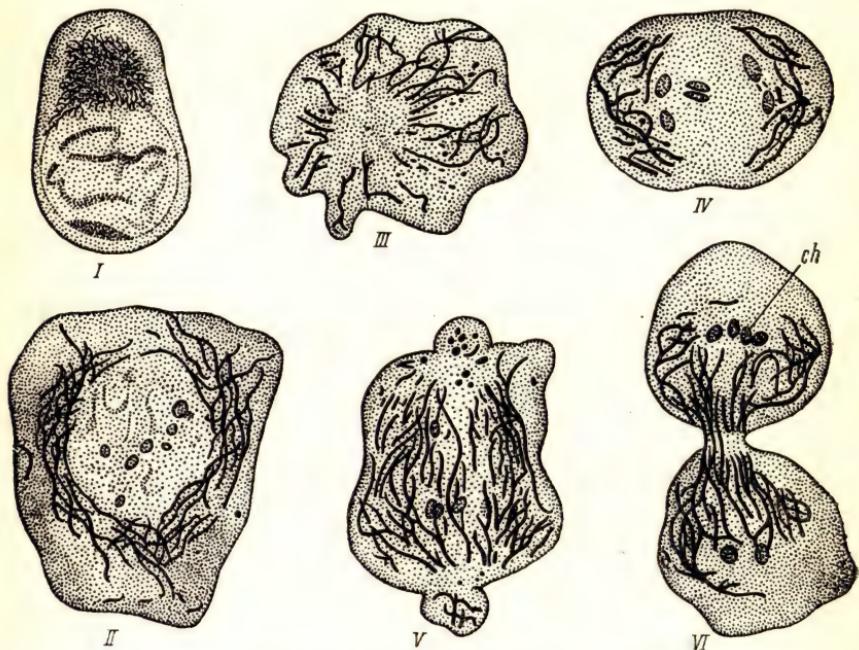


Рис. 13. Хондриокинез в сперматоцитах хоботных (по Вильсону): I — ранний первичный сперматоцит *Euschistum* с ядерной шапочкой из хондриосом; II — более поздняя стадия с рассеянными хондриосомами; III — более поздняя стадия профазы, вид с полюса; IV — то же, вид сбоку; V — анафаза, видны полярные долики; VI — телофаза, разделение хромосом почти закончилось. На всех рисунках хондриосомы обозначены черным, а хромосомы — серым, на препаратах (метод Бенда) первые окрашены в интенсивно-синий цвет, последние — в желтоватый; ch — полюс ядра

различные пигменты (хромопластины) и т. д. Наиболее важное значение для жизнедеятельности растений имеют хлоропластины, в которых образуется хлорофилл и происходит процесс фотосинтеза.

В одних случаях в каждой клетке имеется большое количество однотипных пластид (например, хлоропластины в зеленых клетках высших растений), в других в клетке очень немного или даже всего одна пластида определенного типа (хлоропластины у некоторых водорослей). В эмбриональных тканях обычно есть большое количество маленьких бесцветных пластид — лейкопластов, которые

потом увеличиваются и превращаются в различные специализированные пластиды.

Специализированные пластиды никогда не возникают заново, а всегда образуются путем роста и специализации лейкопластов или в результате деления ранее имевшихся соответствующих специализированных пластид. Большинство пластид способно к размножению путем деления, но некоторые (амилопласти) утрачивают способность делиться.

В тех случаях, когда в клетках имеется большое количество пластид одного типа, они делятся обычно не одновременно с делением клетки и при делении клетки распределяются между дочерними клетками пассивно, вместе с участками цитоплазмы, в которых они находятся (например, хлоропласти у высших растений). Когда пластид в клетках мало (хлоропласти у многих водорослей и мхов), то деление их обычно бывает согласованным с делением клетки и дочерние клетки получают половинки разделившихся пластид.

В настоящее время как для водорослей (*Chlamydomonas*, *Chlorella*, *Acetobularia*), так и для высших растений (шпинат и свекла) установлено, что хлоропласти содержат ДНК. Состав и строение пластидной ДНК существенно отличается от ядерной ДНК как по соотношению входящих в нее азотистых оснований, так и по коэффициенту оседания в хлористом цезии.

Строение конуса роста. Особенности размножения клеток в конусе роста у покрытосеменных растений имеют существенное значение для правильного понимания ряда закономерностей наследственности и индивидуального развития у них.

В отличие от споровых растений точка роста покрытосеменных растений состоит из нескольких слоев клеток, принимающих совершенно определенное участие в образовании тканей. Снаружи точка роста покрыта одним слоем паренхимных клеток, обладающих способностью делиться только перегородками, перпендикулярными к поверхности. Этот слой называется дерматогеном и из него образуется эпидермис стебля (рис. 14). Под слоем дерматогена находится еще один или несколько слоев клеток, покрывающих друг друга наподобие колпачков. Эти слои называются периблемой и из них образуются наружные части мякоти, т. е. первичной коры и обычно формируются клетки, проходящие редукционное деление и дающие начало макро- и микроспорам. Вся остальная осевая масса клеток точки роста называется плеромой и дает начало главной части стебля, т. е. центральному цилиндуру.

При заложении нового листа или ветви клетки периблемы начинают оживленно делиться, вследствие чего образуется бугор, заставляющий вытягиваться и слой дерматогена, который играет в этом случае пассивную роль и только прикрывает новую точку роста, время от времени делясь перегородками, перпендикулярными к поверхности бугра, и превращаясь в дерматоген будущего органа. Клетки, лежащие под ним, дифференцируются на периблему и плерому. Эти слои часто обозначают буквами со значками:

дерматоген как L_1 , периблему — L_2 и плерому — L_3 или начальными буквами этих слов¹.

Независимость слоев точки роста особенно наглядно выступает в тех случаях, когда они состоят из качественно различных клеток, что может быть обусловлено прививками или вегетативными мутациями. Растения или отдельные побеги, у которых точки роста (или точнее конусы роста) состоят из качественно различных клеток, называются химерами (по аналогии с легендарными чудовищами древнегреческой мифологии, которые будто бы имели голову льва, туловище козла и хвост дракона). Если одна половина конуса роста состоит из клеток одного типа, а другая — из клеток другого типа, такие химеры называются секториальными. Если же у химеры один слой конуса роста состоит из клеток одного типа, а другие слои — из клеток другого типа, такие химеры называются периклинальными.

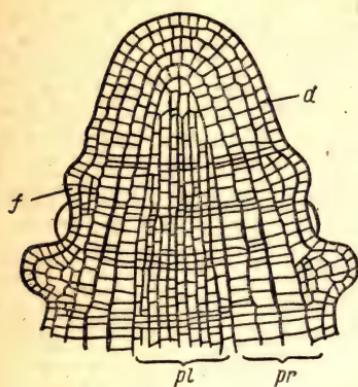


Рис. 14. Продольный разрез точки роста *Hippuris vulgaris* (по Бородину):

d — дерматоген, *pr* — периблема,
pl — плерома, *f* — зачатки листьев
и стеблей

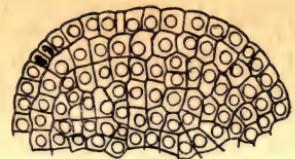
Периклинальные химеры, у которых наружный слой состоит из одного типа клеток, а остальные из другого типа клеток, называются монохламидными, если же два наружных слоя состоят из одного типа клеток, а внутренний слой из другого — дихламидными.

Разница между клетками компонентов химер может возникнуть: 1) при прививках, когда соединяются клетки разных видов или разновидностей и точка роста образуется в пограничной зоне (прививочные химеры), 2) в результате мутационного изменения клеток одного из слоев конуса роста (мутационные химеры).

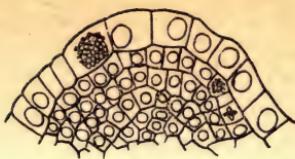
Если клетки компонентов химеры отличаются по числу хромосом, то такие химеры называются цитологическими (цитологические химеры могут возникать как при прививках, так и в результате мутаций). На рисунке 15 показано строение конуса роста у ряда различных периклинальных химер *Datura stramonium*.

При вегетативном размножении периклинальные химеры стойко сохраняют свои особенности, но при половом размножении химерное строение не сохраняется и половое потомство химер соответствует наследственным особенностям клеток периблемы (иначе слоя L_2), из которых образуются как макроспоры, так и микроспоры.

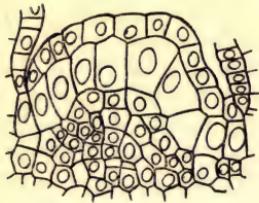
¹ При изучении яблони В. П. Семакин (1968), на основании опытов Айнсете (Einset, 1952), подразделяет слой L_3 на три: L_3 , L_4 и L_5 . Но эти слои значительно менее автономны, чем L_1 и L_2 , и довольно часто переходят друг в друга.



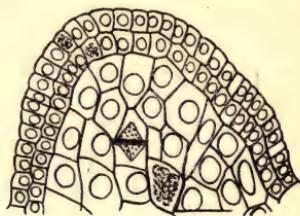
$2n, 2n, 2n$



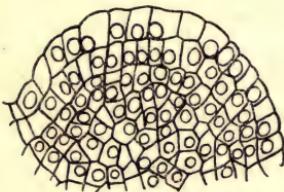
$8n, 2n, 2n$



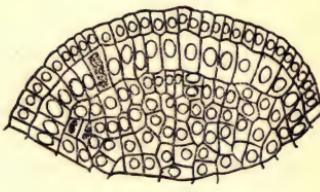
$2n, 8n, 2n$



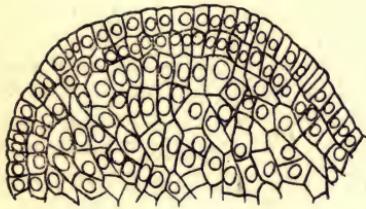
$2n, 2n, 8n$



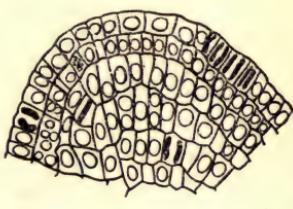
$4n, 2n, 2n$



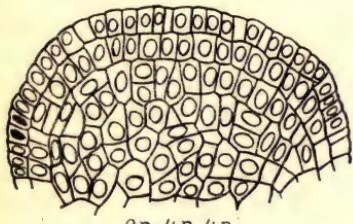
$2n, 4n, 2n$



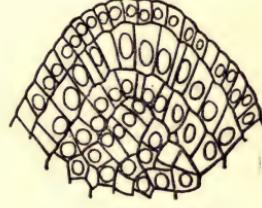
$2n, 2n, 4n$



$4n, 2n, 4n$



$2n, 4n, 4n$



$2n, 8n, 4n$

Рис. 15. Продольные разрезы через точки роста стебля у *Datura stramonium*. Нормальный диплоид и 9 типов периклинальных химер (по Блексли)

МЕЙОЗ И ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

При половом размножении всегда происходит слияние двух половых клеток — гамет и объединение ядер этих клеток в одном ядре, которое благодаря этому имеет двойное — диплоидное число хромосом. Клетка, возникающая в результате соединения двух половых клеток, называется зиготой, имеет диплоидное число хромосом и дает начало диплоидному поколению.

Если бы половые клетки имели такое же число хромосом, как и клетки диплоидного поколения, то при каждом цикле полового размножения происходило бы удвоение числа хромосом и число хромосом с каждым поколением непрерывно увеличивалось. Однако этого не происходит вследствие того, что гаметы имеют вдвое меньше хромосом (гаплоидное число), чем клетки диплоидного поколения. При слиянии половых клеток и образовании зигот только восстанавливается нормальное диплоидное число хромосом соматических клеток.

Мейоз. Уменьшение числа хромосом вдвое совершается путем особого типа деления ядра — редукционного деления, или мейоза, кратко — мейоза. Мейоз всегда заключает два последовательных деления ядра — I и II деления мейоза.

В цикле развития организмов мейоз может занимать различное место: происходить сразу же после образования зиготы — зиготический мейоз; непосредственно предшествовать образованию половых клеток — гаметический мейоз; занимать промежуточное положение — промежуточный мейоз.

У животных редукционное деление происходит непосредственно перед образованием половых клеток, поэтому гаплоидное число хромосом имеют только они, а все остальные клетки — диплоидное. У растений редукционное деление в цикле их развития отделено от момента образования гамет целым рядом делений клеток. Вследствие этого в цикле развития растений чередуются два поколения — гаплоидное (половое), образующее гаметы, и диплоидное, образующееся из зигот, которые возникают в результате слияния гамет. Но соотношение гаплоидного и диплоидного поколений у разных растений различно. Так, у мхов гаплоидное поколение резко преобладает, а диплоидное представлено только спорогоном, возникающим из оплодотворенной яйцеклетки и ведущим полу-паразитический образ жизни на гаплоидном поколении, в то время как у покрытосеменных растений диплоидное поколение резко преобладает, а гаплоидное сильно редуцировано.

Циклы развития (и место редукционного деления в них) у животных и у ряда растений показаны на рисунках 16 и 17. Клетки, возникающие в результате редукционного деления и дающие начало гаплоидному поколению у покрытосеменных растений, называются спорами. Поэтому диплоидное поколение у покрытосеменных растений называется спорофитом, а гаплоидное — гаметофитом.

Мейозис состоит из двух делений, следующих быстро одно за другим — I и II деления мейоза, в результате завершения которых и происходит полная количественная и качественная редукция хромосом.

Профаза I (профаза первого деления мейоза) разделяется на ряд стадий, во время которых происходят качественно своеобразные преобразования хромосом. В начале профазы I хромосомы появляются в двойном количестве (диплоидное число) в виде одиночных, очень длинных и тонких нитей. Эта стадия известна под названием лептонемы, или стадии тонких нитей (рис. 18).

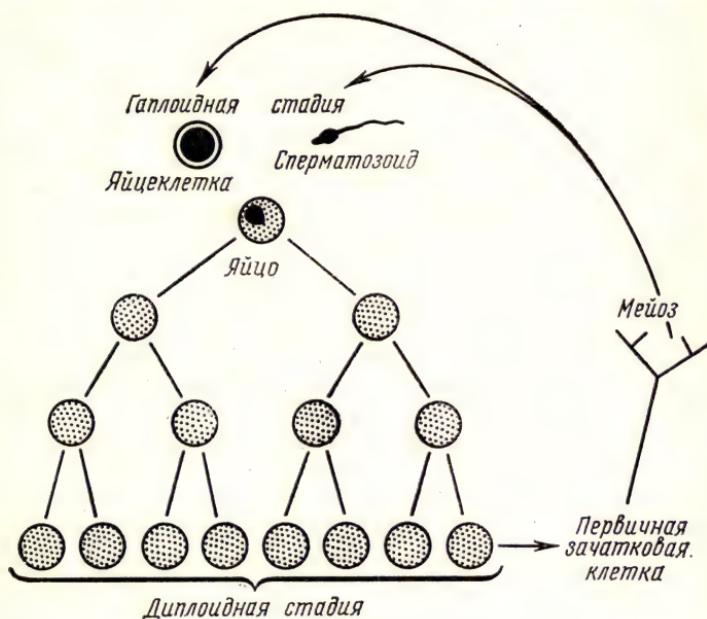


Рис. 16. Цикл развития животных

Несколько позднее гомологичные хромосомы (т. е. хромосомы с одинаковым строением, из которых одна получена от отцовского родителя, а другая от материнского) начинают сближаться между собой и образуют одну двойную нить. Процесс попарного сближения хромосом называется конъюгацией хромосом и стадия, на которой это происходит, — стадией зигонемы, или стадией соединенных нитей. Еще позднее соединившиеся нити полностью сливаются между собой, образуя двойные нити — биваленты, двойственная природа которых совершенно незаметна (понятно, что число бивалентов всегда вдвое меньше числа тонких нитей на стадии лептонемы). Эта стадия называется стадией пахинемы, или стадией толстых нитей.

Вслед за окончанием конъюгации наступает расщепление сблизившихся хромосом, после чего они начинают разъединяться и

только в некоторых точках остаются связанными между собой (точки связи называются хиазмами). В это время сложение бивалентов из 4 нитей хорошо заметно. В местах хиазм виден переход дочерних половинок хромосом (хроматид) из одной хромосомы в другую, что препятствует полному расхождению хромосом, входящих в состав бивалентов. Это *стадия диплонемы*, или стадия двойных нитей.

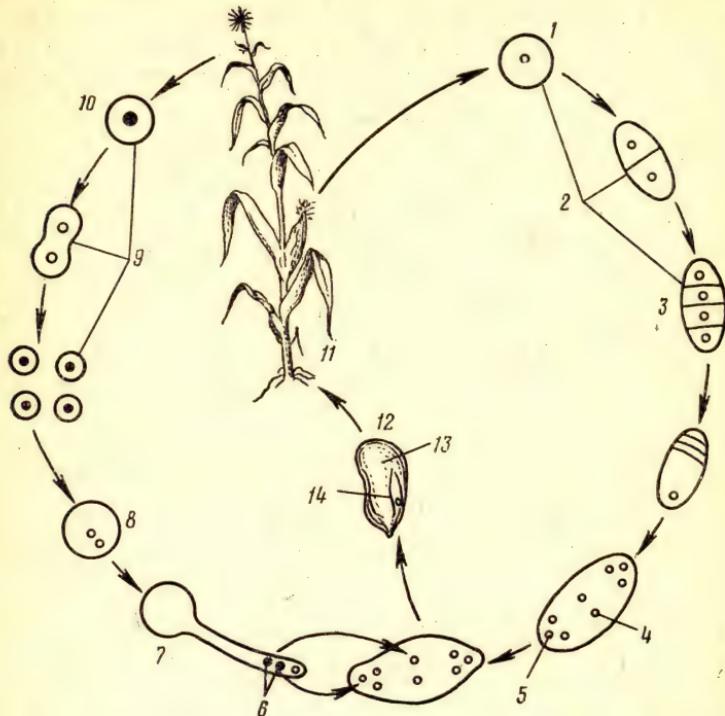


Рис. 17. Цикл развития цветковых растений (кукуруза) по Сирбсу и Овену:

1 — мегаспороцит ($2n$), 2 — мейозис, 3 — мегаспоры (n), 4 — полярное ядро (n), 5 — ядро яйцеклетки (n), 6 — ядро спермиев (n), 7 — зрелое пыльцевое зерно (пыльцевая трубка), 8 — двуядерное пыльцевое зерно, 9 — мейозис, 10 — микроспороцит ($2n$), 11 — зрелый спорофит, 12 — зрелое зерно ($2n$), 13 — эндосперм ($3n$), 14 — зародыш ($2n$)

Заключительная стадия профазы I называется *стадией диакинеза*. В диакинезе биваленты резко укорочены и дочерние хроматиды каждой хромосомы мало заметны. Но места хиазм хорошо заметны, хотя число их уменьшается и сами хиазмы смещаются к концам хромосом («терминализация хиазм»).

Окончание профазы и переход к метафазе связан с растворением оболочки ядра, растворением ядрышек и формированием ахроматинового веретена. При этом биваленты хромосом выстраиваются в экваториальную пластинку в центре клетки.

В метафазе I число бивалентов вдвое меньше диплоидного числа хромосом (минимая редукция числа хромосом) и биваленты бывают много короче соответствующих хромосом в метафазе соматического митоза, что делает эту фазу мейоза очень удобной для подсчета хромосом.

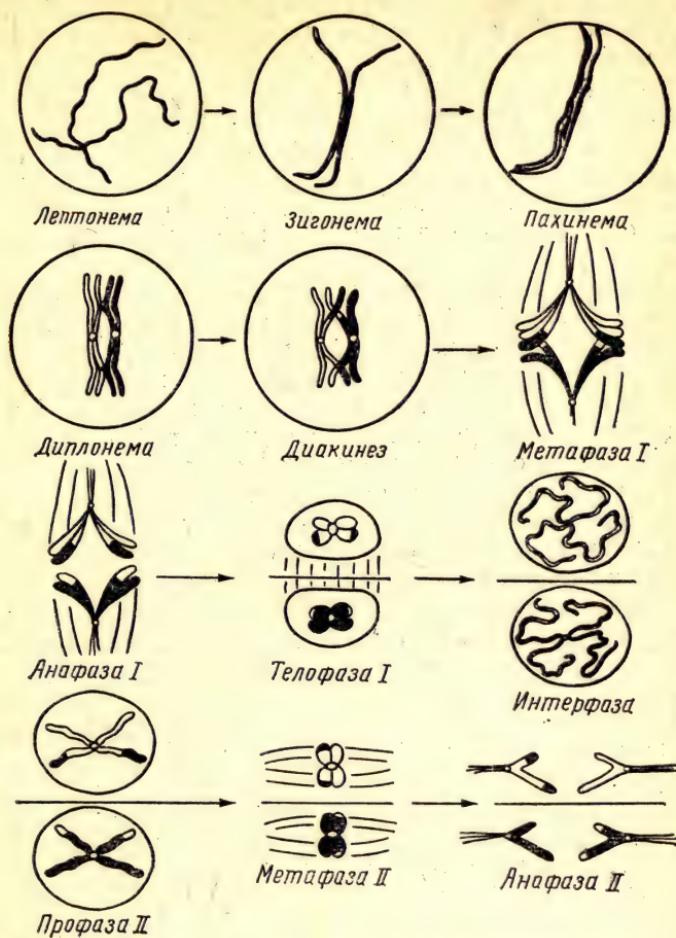


Рис. 18. Основные фазы и стадии мейоза (по Свенсон)

В анафазе I к противоположным полюсам клетки расходятся не половинки расщепившихся хромосом, а целые хромосомы, ранее попарно соединившиеся между собой при образовании бивалента. Поэтому дочерние ядра, образующиеся на противоположных полюсах в телофазе I заключают вдвое меньше хромосом, чем имела их исходная материнская клетка (истинная редукция числа хромосом). Но хромосомы этих дочерних ядер часто состоят из различных хроматид, одна из которых целиком происходит

от одного родителя, а другая заключает участки, происходящие от разных родителей (такие составные участки возникают вследствие обмена участками хроматид во время конъюгации хромосом в зигонеме, видимыми следами которого являются хиазмы в диплонеме и диакинезе). Поэтому в результате I деления мейоза завершается только количественная редукция числа хромосом, а качественная редукция наследственного вещества хромосом завершается только после окончания II деления мейоза.

Интерфаза между I и II делениями мейоза обычно бывает очень короткой, и хромосомы дочерних ядер, образующихся в конце телофазы I, не деформируются, а прямо переходят в профазу II. При этом часто (у всех двудольных) между дочерними ядрами перегородка не образуется и деление обоих дочерних ядер происходит одновременно, в пределах неразделившейся еще материнской клетки.

II деление мейоза протекает подобно обычному митозу и не сопровождается дальнейшей редукцией числа хромосом, так как в анафазе к противоположным полюсам расходятся не целые хромосомы, как в I делении мейоза, а половинки хромосом (хроматиды), образование которых происходит еще в профазе I при переходе от пахинемы к диплонеме. Но характерной особенностью II деления мейоза, отличающей его от обычного митоза, помимо гаплоидного числа хромосом, является то, что многие хромосомы, вследствие обменов участками хроматид между хромосомами, происходящих в профазе I, состоят из разных хроматид. Поэтому в анафазе II к противоположным полюсам расходятся качественно различные дочерние хромосомы. Вследствие этого хотя дочерние ядра, возникающие в результате II деления мейоза, не изменяют числа хромосом по сравнению с их материнским ядром и имеют одинаковые числа хромосом, хромосомы дочерних ядер в подавляющем большинстве случаев (т. е. всегда, когда имеется обмен хроматид во время профазы I) являются качественно различными (см. рис. 18).

Таким образом, если количественная редукция хромосом завершается в I делении мейоза, то качественная редукция хромосом (точнее участков хромосом) завершается только в результате II деления мейоза.

Для обеспечения правильного формирования нового организма в процессе индивидуального развития II деление мейоза и совершающаяся во время него качественная редукция хромосом имеют очень большое значение. В самом деле, что произошло бы, если бы II деление мейоза отсутствовало и дочерние ядра, возникающие в результате I деления мейоза, заключающие хромосомы, состоящие из качественно различных хроматид, функционировали бы в качестве ядер гаплоидных клеток — спор или гамет? При I делении споры или зиготы (у животных) из хромосом, состоящих из качественно различных хроматид, в дочерние клетки попадали бы качественно различные хроматиды. В результате части тела, возникающие из этих клеток (обычно правая и левая половины тела),

имели бы совершенно различное строение — скажем, у собаки правые ноги были длинные, а левые — короткие, у человека один глаз был бы голубой, а другой карий, у гаметофитов мхов одна половина имела бы крупные клетки, а другая мелкие и т. д. Вполне понятно, что жизнеспособность таких уродливых организмов в подавляющем большинстве случаев была бы резко пониженней. II деление мейоза предотвращает качественную неоднородность хромосом у спор и зигот и тем самым устраниет возможность появления таких уродов.

Оценивая основные особенности мейоза в целом, следует отметить, что мейоз в такой же мере увеличивает наследственную изменчивость в половом потомстве, в какой соматический митоз предотвращает возникновение наследственной изменчивости в пределах индивида и в вегетативном потомстве исходного организма. Помимо уменьшения исходного числа хромосом вдвое, в результате мейозиса изменчивость увеличивается еще как от свободного перекомбинирования отцовских и материнских хромосом диплоидной исходной клетки в возникающих из нее гаплоидных клетках, так и от перестройки самих хромосом, получающих различные сочетания участков отцовских и материнских хромосом, в результате обмена участков хромосом, происходящего в профазе I.

Эти особенности мейоза формировались под влиянием естественного отбора, так как наследственная изменчивость, возникающая в результате мейозиса и полового размножения, доставляет основной материал для его действия и значительно увеличивает его эффективность. Такая форма повышения наследственной изменчивости имеет большое значение и для селекции.

Ясное понимание основных особенностей процессов перекомбинирования и перестройки хромосом, происходящих во время мейозиса, имеет очень большое значение для правильного понимания законов наследственности, открытых экспериментальной генетикой, и плодотворного использования ряда приемов селекции, основанных на этих законах.

Половое размножение у животных. У многоклеточных животных половые клетки развиваются в половых железах. Формирование мужских половых клеток — сперматозоидов — происходит в семенниках. В семенниках первичные клетки (сперматогонии) сначала подвергаются многократным митозам и дают начало многочисленным сперматоцитам, которые после непродолжительного периода роста приступают к редукционному делению. В результате двух делений мейоза каждый сперматоцит дает начало четырем одинаковым гаплоидным клеткам — сперматидам. После дальнейшей специализации, без дополнительных делений, сперматиды превращаются в зрелые мужские половые клетки — сперматозоиды (подвижные мужские половые клетки) или спермии (неподвижные мужские половые клетки) (рис. 19).

Женские половые клетки — яйцеклетки — формируются в женских половых железах — яичниках. В яичниках первичные клетки

(овогонии) после ряда делений дают начало овоцитам. После сравнительно длительного периода роста овоциты подвергаются редукционному делению. Но из 4 клеток, возникающих в результате двух делений мейоза, только одна — яйцо — получает большое количество цитоплазмы и запасных питательных веществ и

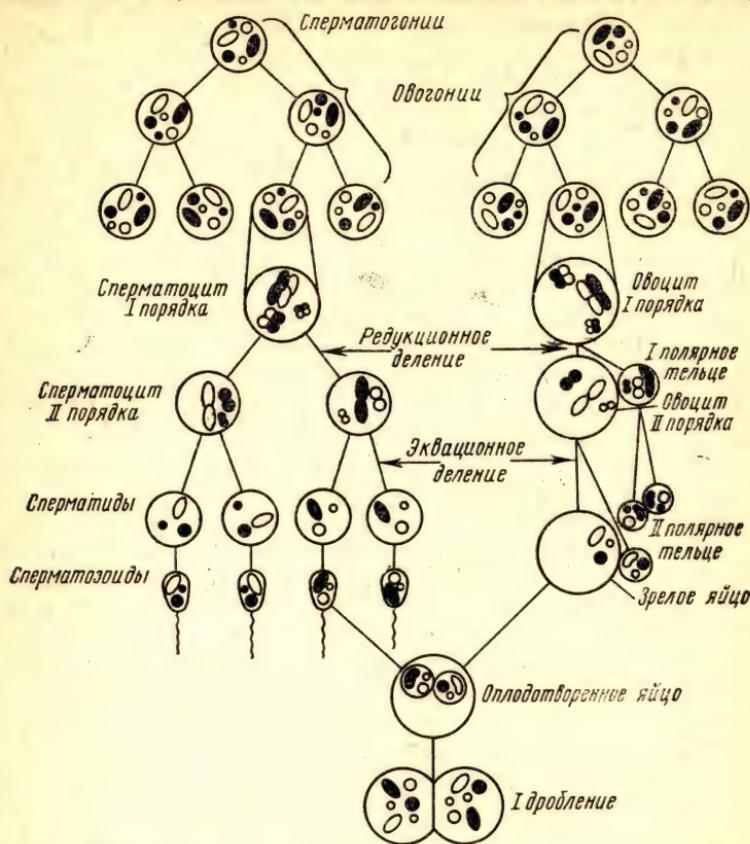


Рис. 19. Схема созревания половых клеток и оплодотворения у животных (по Шеллу)

способна к дальнейшему развитию. Три остальные гаплоидные клетки, известные под названием редукционных, или полярных телец, получают небольшое количество цитоплазмы и вскоре погибают. Эта своеобразная судьба 4 гаплоидных клеток, возникающих из овоцита, — приспособление к накоплению питательных веществ в яйцеклетке для лучшего обеспечения зародыша, развивающегося из яйцеклетки после ее оплодотворения.

Созревшие мужские половые клетки выводятся из семенников во внешнюю среду или внутрь половых органов самки во время полового акта. И тогда около зрелого яйца собирается значительное количество сперматозоидов, но из них только один оплодотво-

ряет его. После проникновения первого сперматозоида оплодотворенное яйцо обычно одевается «оболочкой оплодотворения», непроницаемой для остальных сперматозоидов. Если в яйце все же проникает несколько сперматозоидов и сливаются с ядром яйцеклетки, то развивается уродливый зародыш (патологическая полиспермия). В других случаях все излишние сперматозоиды погибают, не достигая ядра яйцеклетки, и возникает нормальный зародыш (физиологическая полиспермия).

В нормальных условиях ядро сперматозоида, проникшего в яйцеклетку, приближается к ядру яйцеклетки и сливается с ним, образуя объединенное диплоидное ядро. В зиготе при последующих митозах хромосомы сперматозоида выстраиваются в общую экваториальную пластинку с хромосомами яйцеклетки и делятся одновременно.

Схема созревания половых клеток и процесса оплодотворения у многоклеточных животных изображена на рис. 19.

Половое размножение у растений. У растений процесс созревания половых клеток и процесс оплодотворения протекает существенно иначе, чем у животных. У покрытосеменных растений созревание половых клеток и оплодотворение протекает особенно своеобразно.

У покрытосеменных растений гаплоидное поколение, или гаметофит, сильно редуцировано и сведено к немногим клеткам, но все же существует. Мужской гаметофит развивается из микроспор, а женский гаметофит — из макроспор. Мейоз непосредственно предшествует образованию как микро-, так и макроспор.

Формирование *микроспор* происходит в пыльниках. В молодом пыльнике, соответственно его будущим двум гнездам, обособляются 4 тяжа крупных клеток — клетки так называемого археспория. Эти клетки сначала размножаются путем митоза, а потом перестают делиться и начинают увеличиваться в размерах, превращаясь в материнские клетки пыльцы, выделяющиеся среди других клеток своими большими ядрами.

После этого материнские клетки пыльцы обособляются и претерпевают редукционное деление. В результате двух делений мейоза из каждой материнской клетки пыльцы образуются 4 гаплоидные клетки — микроспоры.

В дальнейшем все микроспоры делятся дважды и дают начало зрелым трехъядерным пыльцевым зернам, которые являются крайне редуцированными мужскими гаметофитами покрытосеменных растений. В результате первого деления микроспоры возникают две клетки — большая вегетативная клетка и маленькая генеративная клетка. Вегетативная клетка больше не делится, а генеративная клетка делится вторично, давая начало двум генеративным клеткам, которые обе являются спермиями — неподвижными мужскими половыми клетками покрытосеменных растений. На рисунке 20, I приведено полусхематическое изображение деления материнской клетки пыльцы и развития пыльцевого зерна у покрытосеменного растения.

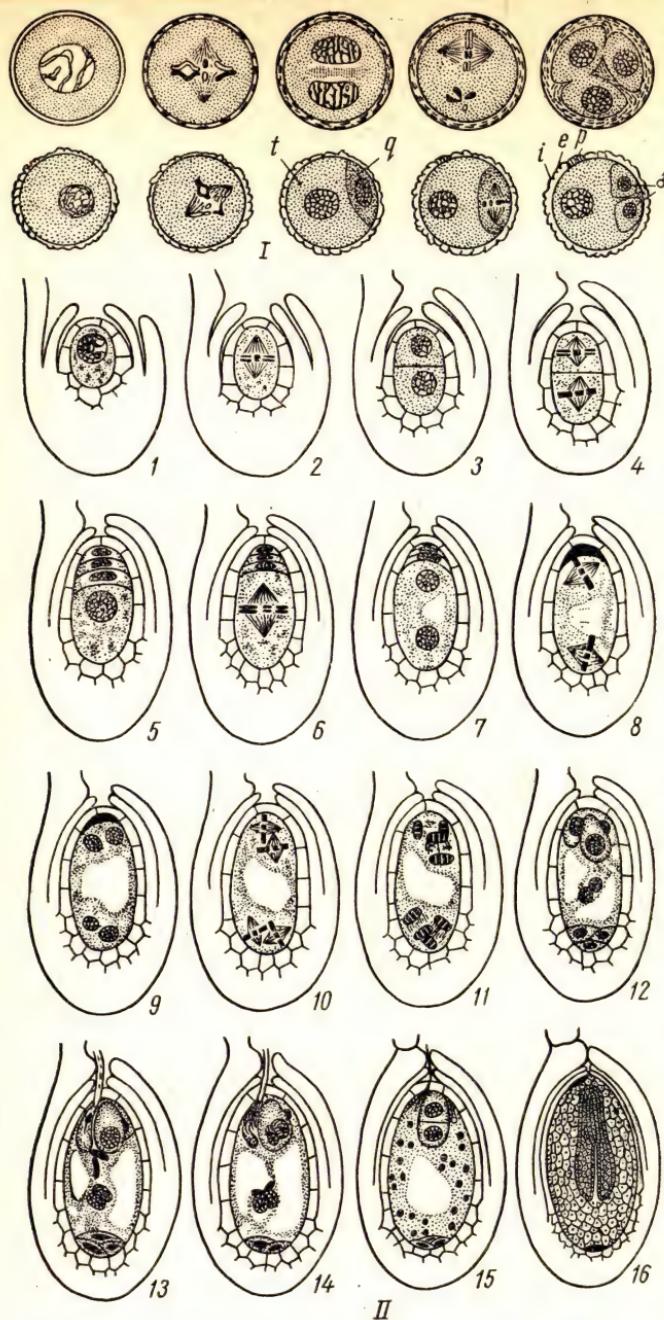


Рис. 20. Микро- и макроспорогенез у покрытосеменных растений (по Шарпу):
 I — деление материнской клетки пыльцы (верхний ряд) и развитие пыльцевого зерна (нижний ряд) покрытосеменного растения; II — деление материнской клетки зародышевого мешка;
 1—5 мейоз, 6—12 развитие зародышевого мешка, 13—14 оплодотворение, 15—16 развитие зародыша и эндосперма, *t* — вегетативная клетка, *q* — генеративная клетка, *g* — генеративное ядро, *i*, *e*, *p* — оболочки пыльцевого зерна

1—5 мейоз, 6—12 развитие зародышевого мешка, 13—14 оплодотворение, 15—16 развитие зародыша и эндосперма, *t* — вегетативная клетка, *q* — генеративная клетка, *g* — генеративное ядро, *i*, *e*, *p* — оболочки пыльцевого зерна

У довольно многих покрытосеменных растений деление генеративного ядра задерживается и происходит только в пыльцевой трубке после прорастания двуядерного пыльцевого зерна на рыльце (или в соответствующей питательной среде).

Формирование *макроспор* происходит в семяпочке. В семяпочке довольно часто имеется многоклеточный археспорий, но из него обычно обособляется одна более крупная материнская клетка зародышевого мешка.

Материнская клетка зародышевого мешка подвергается редукционному делению. Но из 4 гаплоидных клеток, возникающих в результате двух делений мейоза, только одна спора получает значительное количество цитоплазмы и запасных питательных веществ и способна к дальнейшему развитию. Остальные три клетки, называемые сестринскими, очень маленькие, бедны цитоплазмой и запасными питательными веществами и вскоре отмирают.

В большинстве случаев, при так называемом нормальном типе развития зародышевого мешка, макроспора делится трижды, давая начало восьмиядерному зародышевому мешку. Ядра, возникающие в результате первого митоза, расходятся к противоположным полюсам макроспоры и в центре макроспоры между ядрами образуется большая вакуоля. Каждое из ядер двуядерного зародышевого мешка делится еще два раза и в результате образуется восьмиядерный зародышевый мешок, в котором две группы ядер расположены на противоположных полюсах зародышевого мешка. Затем одно ядро из верхней группы, называемой микропилярной группой ядер, опускается в центр зародышевого мешка. Это ядро называется верхним полярным ядром. От нижней группы, называемой халазальной группой ядер, также отделяется одно ядро, называемое нижним полярным ядром, и поднимается в центр зародышевого мешка. В центре зародышевого мешка верхнее и нижнее полярные ядра сливаются, образуя диплоидное ядро, называемое центральным, или вторичным ядром зародышевого мешка. Затем вокруг ядер верхней и нижней групп формируются клеточные оболочки, отделяющие их от цитоплазмы средней части зародышевого мешка.

Таким образом, зрелый зародышевый мешок состоит из двух групп гаплоидных клеток и диплоидного ядра, расположенного в центре средней части зародышевого мешка. Три клетки нижней группы называются антиподами. В верхней группе наиболее крупная клетка, расположенная в середине, — это яйцеклетка. Две менее крупные клетки, расположенные по краям яйцеклетки, называются синергидами, или помощницами. И, наконец, диплоидное ядро, расположенное в центре зародышевого мешка, это — центральное, или вторичное, ядро зародышевого мешка.

На рисунке 20, II схематически изображено: редукционное деление материнской клетки зародышевого мешка (1—5), развитие зародышевого мешка — деление ядер макроспоры (6—11) и строение зрелого зародышевого мешка (12).

Процесс оплодотворения у покрытосеменных растений проте-

кает следующим образом. Зрелое пыльцевое зерно, обычно при помощи ветра или насекомых, попадает на рыльце. Здесь оно прорастает, образуя пыльцевую трубку, которая врастает в ткань столбика и растет по направлению к семяпочке. В это время в передней части пыльцевой трубки располагается ядро вегетативной клетки, а две генеративные клетки (спермии) находятся сзади вегетативного ядра.

Пыльцевая трубка достигает семяпочки и проникает внутрь ее через пыльцевход. В семяпочке пыльцевая трубка приближается к нижней части зародышевого мешка, растворяет небольшой участок его оболочки, лопается и выбрасывает часть своего содержимого внутрь зародышевого мешка (13).

После этого ядро вегетативной клетки разрушается, а ядро одной из генеративных клеток приближается к яйцеклетке и сливается с ней, давая начало диплоидному гибридному зародышу (14). Вторая генеративная клетка направляется к вторичному ядру зародышевого мешка, где ее ядро сливается с ним и дает начало триплоидному ядру гибридного эндосперма. Таким образом, у покрытосеменных растений (в противоположность животным, голосеменным растениям и всем другим живым организмам) оплодотворяется не одна, а две клетки — яйцеклетка и вторичное ядро зародышевого мешка и одновременно возникают два гибридных организма — диплоидный зародыш и триплоидный эндосperm.

Это своеобразное явление впервые было открыто выдающимся русским цитологом Сергеем Гавриловичем Навашиным в 1899 г. и названо им *двойным оплодотворением*.

После завершения двойного оплодотворения яйцеклетка в течение довольно длительного времени остается в состоянии покоя и не делится. Напротив, триплоидное ядро, возникшее в результате слияния вторичного ядра зародышевого мешка с ядром одной из генеративных клеток, сразу же начинает делиться и вскоре дает начало многоядерному эндосперму. Таким образом, эндосperm в своем развитии намного опережает зародыш и, когда зародыш представлен еще 1 или 2 клетками, сильно разрастается, являясь уже большим многоядерным или даже многоклеточным образованием (15).

Такое положение сохраняется недолго. Зародыш, задержавшийся с началом деления, в определенный момент начинает быстро делиться, увеличивается в размерах и превращается в специализированное многоклеточное образование. В это время развивающийся зародыш разрушает триплоидные клетки эндосперма и использует их в качестве пищи (16).

Процесс разрушения клеток эндосперма у большинства двудольных доходит до своего логического конца: в зрелом семени от эндосперма почти ничего не остается, а все запасные питательные вещества сосредоточиваются в семядолях зародыша. У большинства однодольных, напротив, в зрелых семенах большую часть семени занимает эндосperm и окончательное поглощение клеток

эндосперма зародышем происходит только при прорастании семян и развитии молодых всходов.

Биологический смысл существования триплоидного поколения — эндосперма покрытосеменных растений, по-видимому, состоит в доставлении зародышу в критические моменты его развития — в последней фазе созревания семян и в начале развития растений в почве — высокопитательной специфической живой пищи.

В хозяйственном отношении эндосperm семян ряда культурных злаков — пшеницы, риса, кукурузы, ржи, ячменя и т. д. имеет очень большое значение, он является основной пищей большей части современного человечества.

Подробное изучение формирования женского гаметофита и процесса оплодотворения показало, что, кроме нормального типа развития у покрытосеменных растений ряда видов и родов, существуют и иные типы формирования зародышевого мешка. Основные особенности этих типов зависят главным образом от изменения числа макроспор, принимающих участие в формировании зародышевого мешка, и от числа ядер в зрелом зародышевом мешке.

Партеногенез. Кроме бесполого размножения, основанного на делении ядер путем митоза, и полового размножения, основанного на делении ядер путем мейоза и на слиянии гамет в процессе синтагмии, как у животных, так и у растений существует еще третья форма размножения, занимающая в известной мере промежуточное положение между половым и бесполым размножением — апомиксис (от греч. корней: апо — без + миксис — смешение = апомиксис — без смешения) в широком смысле. У животных эта форма размножения известна под названием *партеногенеза*, или девственного размножения, у растений — апомиксиса (в узком смысле), или бесполосеменного размножения.

Известны две формы партеногенеза — гаплоидная и диплоидная. При гаплоидной яйцеклетка с редуцированным числом хромосом, возникающая в результате нормального мейоза, развивается без оплодотворения и дает начало гаплоидному зародышу. При диплоидной форме нередуцированная яйцеклетка, возникающая в результате выпадения мейозиса, развивается без оплодотворения и дает начало диплоидному, матроклинистому зародышу.

Гаплоидный партеногенез обычно выявляется в виде редкой примеси к нормальному половому, диплоидному, потомству и приводит к возникновению совершенно бесплодных животных с резко пониженной жизнеспособностью. Но у пчел и некоторых других беспозвоночных животных гаплоидный партеногенез ведет к развитию нормальных плодовитых самцов, которые являются как бы персонифицированными гаметами и производят сперматозоиды без дополнительной редукции числа хромосом.

Диплоидный партеногенез у довольно многих беспозвоночных животных вклинивается в качестве вставочного поколения, приспособленного для быстрого размножения и возможно более полного освоения благоприятных сезонных условий. Примером такого

вставочного диплоидного партеногенеза, сменяющегося при наступлении неблагоприятных условий нормальным половым размножением, могут служить некоторые виды дафний и тлей.

У некоторых же видов и разновидностей диплоидный партеногенез является единственной формой размножения и полностью вытеснил нормальное половое размножение. Примером такого устойчивого партеногенетического размножения могут служить некоторые виды долгоносиков, распространенные на Скандинавском полуострове и в некоторых других странах Западной Европы, и одна из разновидностей ящериц в горах Армении.

Апомиксис. У растений бесполосеменное размножение обычно называется апомиксисом в узком смысле этого слова. Встречается как гаплоидный, так и диплоидный апомиксис.

Гаплоидный апомиксис у растений встречается редко и приводит к возникновению совершенно стерильных растений с резко пониженной жизнеспособностью.

Диплоидный апомиксис у довольно многих видов и разновидностей является единственной формой семенного размножения и полностью вытеснил нормальное половое размножение. Примером такого облигатного апомиксиса могут служить некоторые виды ежевик, роз и одуванчиков. У других видов диплоидный апомиксис встречается время от времени и в различных сочетаниях чередуется с нормальным половым размножением. Примером такого факультативного апомиксиса могут служить многие виды мяты-лика.

В последние годы у селекционеров и генетиков усилился интерес к экспериментальному получению как нерегулярного, так и регулярного апомиксиса у культурных растений в целях использования его в селекции. Экспериментально полученные апомиктические гаплоиды (нерегулярный апомиксис), после удвоения числа хромосом у них, предполагается использовать для ускоренного получения гомозиготных линий перекрестников, которые обычно получаются путем длительного принудительного самоопыления и используются для получения линейных гибридов с резко выраженной гибридной мощностью и повышенной урожайностью. Регулярный диплоидный апомиксис может быть использован для закрепления положительных качеств неустойчивых выдающихся выщепенцев, нередко появляющихся в селекционных посевах перекрестноопыляемых растений и специально полученных для этой цели гибридов (см. гл. 20).

Андрогенез. Андрогенез — своеобразная форма размножения, изредка встречающаяся как у растений, так и у животных.

При андрогенезе происходит развитие ядра спермия в цитоплазме яйцеклетки, утратившей собственное ядро. Эта гибель ядра яйцеклетки иногда (очень редко) происходит случайно или может быть вызвана экспериментально путем облучения яйцеклеток большими дозами ионизирующей радиации, инактивирующими ядро, но не убивающими цитоплазму.

В настоящее время выяснена возможность использования анд-

рогенеза для управления полом у тутового шелкопряда и для передачи цитоплазматической мужской стерильности самоопыляемым линиям с высокой комбинационной ценностью у кукурузы.

Половые хромосомы. Некоторые частные особенности строения хромосом, более или менее прямо связанные с половым размножением и редукционным делением, представляют большой интерес.

У ряда животных и раздельнополых растений диплоидные наборы хромосом мужских и женских особей довольно существенно отличаются друг от друга. Чаще всего в диплоидном наборе хромосом женских особей все пары хромосом состоят из совершенно одинаковых гомологичных хромосом, в то время как у мужских особей одна из пар хромосом состоит из двух явно неодинаковых хромосом, одна из которых сходна с хромосомами той же пары у женских особей, а другая значительно меньше своего партнера. Такие хромосомы называются половыми хромосомами и обозначаются как X и Y -хромосомы, причем половы хромосомы женских особей и более крупная половая хромосома мужских особей обозначаются как X -хромосомы, а более маленькая половая хромосома мужских особей — как Y -хромосома.

Пол, имеющий одинаковые половы хромосомы, называется гомогаметным, а пол, имеющий неодинаковые хромосомы, гетерогаметным, так как гаплоидные наборы хромосом гамет у него заключают разные хромосомы — одни гаметы имеют X -хромосому, а другие Y -хромосому.

Пол потомков у таких организмов определяется тем, какую гамету получают они от своего гетерогаметного (мужского) родителя. Особи, получающие гамету с X -хромосомой, оказываются женскими, а особи, получающие гамету с Y -хромосомой — мужскими. Иногда гетерогаметным может быть и женский пол, например у птиц, бабочек и рыб, а среди растений у клубники (*Fragaria elatior*), где половы хромосомы обозначаются как Z и W (Z — мужские и W — женские половы хромосомы).

Примером организмов с гетерогаметным мужским полом может служить плодовая мушка *Drosophila melanogaster*, являющаяся одним из самых удобных объектов генетических исследований. У этой мухи гаплоидное число хромосом 4 и самки имеют две большие головчатые хромосомы, обозначаемые как X -хромосомы, или I пара хромосом, две пары больших равноплечих хромосом, обозначаемых как аутосомы, или II и III пары, и одну пару очень маленьких хромосом, обозначаемых как микрохромосомы, или IV пара. Самцы имеют одну X -хромосому такой же величины и формы, как у самок, и одну, несколько меньшую, крючковидную Y -хромосому. II, III и IV пары хромосом у самцов такие же, как у самок (рис. 21).

Хотя Y -хромосома в метафазе соматического митоза по размерам только немного меньше X -хромосомы, но генетически она почти пуста и заключает очень мало наследственно активного материала.

Гигантские хромосомы. Еще в 1881 г. Бальбиани установил существование очень больших хромосом в ядрах клеток слюнных желез личинок комара *Chironomus* и описал своеобразную поперечную исчерченность этих хромосом (рис. 22, I). Бальбиани считал, что поперечные штрихи этих ядер являются дисками, состоящими из темноокрашивающегося вещества и представляя себе хромосому как тело, состоящее из темноокрашивающихся хроматиновых дисков и более светлого промежуточного вещества. Позднее такие же спиральные ядра были описаны многими цитологами у ряда двукрылых и некоторых беспозвоночных (рис. 22, II, III). Эти исследователи приписывали спиральным хромосомам самое различное строение, часто очень далекое от реальной действительности, и подчас даже сомневались, являются ли эти нити

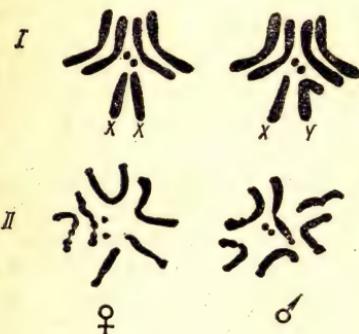


Рис. 21. Наборы соматических хромосом у плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*): I — при старой методике; II — при новой методике (слева — хромосомы самки, справа — самца)

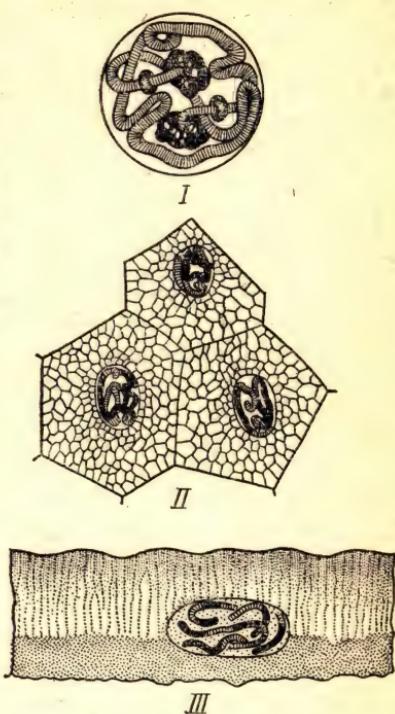


Рис. 22. Постоянное спиральное ядро — слюнная железа личинки *Chironomus* (I), хроматин имеет вид единой нити, составленной из хроматиновых дисков — хромомеров; II — постоянные спиральные ядра из кишечника эпителия личинки двукрылого; III — то же, вид сбоку (по Вильсону)

хромосомами. Основанием для таких сомнений служила своеобразная форма спиральных хромосом и резкое несоответствие между числом спиральных нитей и числом хромосом в метафазе митоза.

Эти трудности и противоречия были устранены только в 1933 г. в результате исследований Т. С. Пайнтера (Painter, 1934), проведенных на гигантских хромосомах клеток слюнных желез личинок *Drosophila melanogaster*. Пайнтер установил, что в ядрах этих клеток всегда имеется 6 отдельных нитей — 5 больших и 1 очень

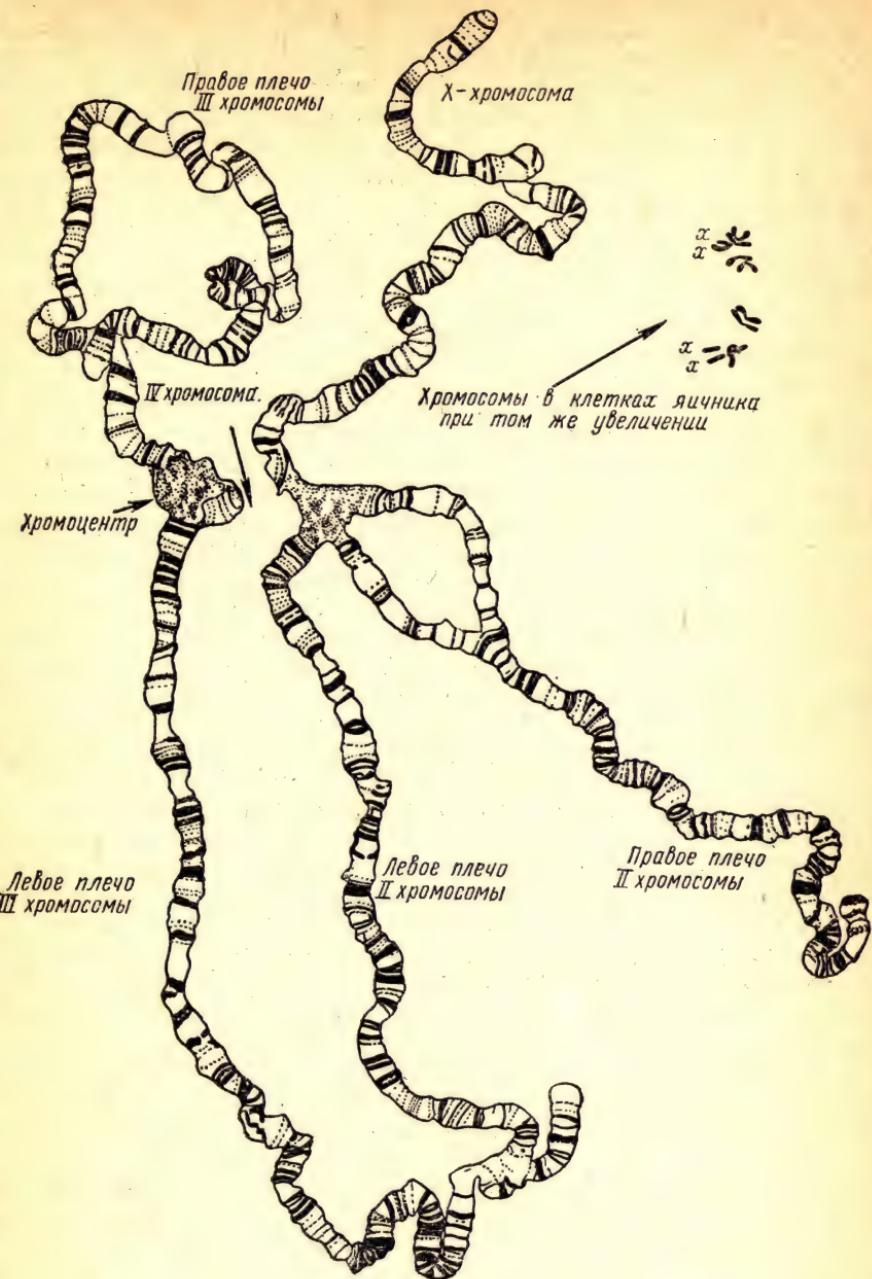


Рис. 23. Гигантские хромосомы *Drosophila melanogaster* и нормальные хромосомы этой мухи (по Пайнтеру)

маленькая (рис. 23). Вместе с тем он выяснил, что наличие такого неожиданного числа нитей зависит от двух обстоятельств. Во-первых, нити в ядрах клеток слюнных желез находятся в состоянии, подобном состоянию хромосом в зигонеме профазы мейоза; составляющие их гомологичные хромосомы полностью слиты между собой и потому число нитей соответствует не диплоидному, а гаплоидному числу хромосом. Во-вторых, в ядрах клеток слюнных желез кинетические тельца и прилегающие к ним участки хромосом представлены в виде довольно большого слабоокрашивающегося тела — так называемого хромоцентра, с которым связаны все нити. Поэтому плечи равноплечих хромосом выглядят как две отдельные нити, и равноплечие хромосомы *D. melanogaster* представлены каждой не одной, а двумя нитями.

В связи с этим нахождение в ядрах клеток слюнных желез 6 нитей вполне понятно. Пять больших нитей соответствуют: одна нить — I паре хромосом (головчатым X-хромосомам с очень маленькими головками), две нити — II паре хромосом (правому и левому плечу этих равноплечих хромосом) и еще две нити — правому и левому плечу III пары хромосом. Маленькая нить соответствует IV паре, состоящей из микрохромосом (см. рис. 23).

Нити гигантских хромосом примерно в сто раз длиннее метафазных хромосом, что хорошо видно на рисунке 23. Такой величины они достигают в результате процесса авторепродукции молекул ДНК хромосом, известного под названием «эндомитоз», при котором происходит увеличение количества молекул ДНК и хромонем, а деление ядра и клетки отсутствует. В результате этого и возникают «нити» гигантских хромосом, состоящие из большого количества неспирализованных (вытянутых) и неразошедшихся (лежащих рядом) нитей хромонем. Длина гигантских хромосом определяется длиной вытянутых нитей хромонем, а их ширина соответствует ширине многих сотен вытянутых нитей хромонем, которые лежат рядом, тесно прижатые друг к другу, и в совокупности образуют тело гигантской хромосомы. По форме гигантские хромосомы скорее всего напоминают широкие и очень тонкие ленты, пересеченные чередующимися между собой темными и светлыми полосами.

Процесс постепенного увеличения ширины гигантских хромосом в результате многократного эндомитоза можно проследить путем изучения строения ядер клеток слюнных желез у личинок различного возраста.

У молодых личинок гигантские хромосомы очень тонкие и состоят всего из 8—16 нитей. В личинках среднего возраста ширина этих хромосом значительно увеличивается и они состоят уже из многих десятков нитей — хромонем. Соответственно увеличиваются и размеры ядер клеток слюнных желез. И, наконец, в личинках старшего возраста гигантские нити достигают наибольшей ширины и состоят примерно из 1000 отдельных нитей — хромонем.

Гигантские хромосомы исчерчены попечными светлыми и темными полосами, которые в хромосомах личинок старшего возраста

очень хорошо заметны и резко отличаются друг от друга. При достаточночном навыке многие из этих полос легко можно «узнавать в лицо». Темные и светлые полосы, по-видимому, не соответствуют отдельным молекулам ДНК, а в каждую полосу входит много расположенных рядом молекул ДНК, но в состав каждой полосы входят всегда строго определенные молекулы ДНК, расположенные в соответствующем месте хромосомы, и поэтому распознавание и классификация отдельных темных и светлых полос имеет существенное значение для генетики.

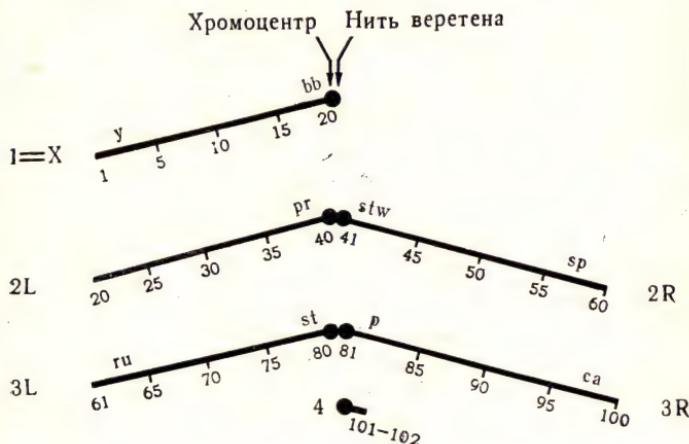


Рис. 24. Ключ к системе обозначений подразделений хромосом слюнных желез *Drosophila melanogaster* (по Бриджесу) (пояснения в тексте)

В связи с этим выдающиеся исследователи посвятили много времени и сил изучению и классификации полос на гигантских хромосомах дрозофилы. В результате этого разработана сравнительно простая, удобная и надежная система каталогизации полос хромосом слюнных желез *D. melanogaster*. Пять больших хромосомных элементов (I — X-хромосома, II L — левое плечо второй хромосомы, II R — правое плечо второй хромосомы, III L — левое плечо третьей хромосомы и III R — правое плечо третьей хромосомы) разбиты на 100 секций (I элемент — 1—20, II L — 21—40, II R — 41—60, III L — 61—80 и III R — 81—100). Для IV хромосомы сохранены секции 101 и 102 (рис. 24).

Каждая секция начинается с ясной и легко узнаваемой полосы и разбита на 6 подразделений, которые обозначаются буквами латинского алфавита от *A* до *F*, причем каждое подразделение всегда начинается также с хорошо заметной полосы. Отдельные полосы обозначаются по их расположению от начальной полосы подразделения.

Эта система позволяет кратко и точно обозначать любую полосу любой гигантской хромосомы. Так, обозначение 17 B 3 показы-

вает, что речь идет о полосе, расположенной в 17 секциях X-хромосомы и являющейся третьей полосой влево от начальной полосы подразделения *B*.

Такая номенклатура гигантских хромосом *D. melanogaster* позволяет просто и точно обозначить местоположение любой точки этих хромосом, имеет большое значение для генетики и прочно вошла в арсенал генетических исследований, связанных с изучением природной и экспериментально вызываемой наследственной изменчивости и с изучением закономерностей индивидуального развития.

ГЛАВА 4

ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И УЧЕНИЕ МЕНДЕЛЯ

Предшественники Г. Менделя изучали передачу от родителей к потомкам их свойств и особенностей во всей их совокупности как единого целого и обращали мало внимания на характер наследования отдельных признаков. Но при таком подходе открыть законы наследственности, управляющие наследованием отдельных признаков, было, конечно, невозможно.

Принципиально новое, внесенное Г. Менделем в изучение наследственности,— это гибридологический метод, связанный с изучением характера наследования отдельных признаков и свойств. Этот метод в значительной мере предопределил успех исследований Менделя и позволил ему выявить и сформулировать основные правила наследственности.

Гибридологический метод. К основным особенностям гибридологического метода изучения наследственности относятся: 1) использование в качестве исходных форм для скрещиваний растений, отличающихся друг от друга сравнительно небольшим количеством (1, 2 или 3 пары) контрастных признаков, и тщательный учет характера наследования каждого из этих признаков; 2) точный количественный учет гибридных растений, различающихся по отдельным признакам, в ряде последовательных поколений; 3) индивидуальный анализ потомства от каждого растения в ряде последовательных поколений.

Для выявления и правильного понимания законов наследственности нужно было не только установить факт наследования отдельных признаков в поколениях, но и правильно понять, что именно передается от родителей к детям.

В настоящее время точно установлено, что дети получают от родителей не готовые признаки, а только материальные задатки, которые, развиваясь в благоприятных условиях, приведут к формированию всех признаков и свойств организма. Эти наследственные задатки называются наследственными факторами, или генами, и расположены в хромосомах, являясь небольшими участками (локусами) хромосом.

Термин «ген» впервые был введен в 1905 г. В. Иоганнисеном в его книге «Элементы точного учения об изменчивости и наследственности». Давая определение этого термина, Иоганнисен писал: «Слово «ген» совершенно свободно от какой бы то ни было гипотезы; оно выражает лишь тот точно установленный факт, что многие признаки организма обусловливаются в гаметах особыми, отдельными и потому самостоятельными «состояниями», «основами», «задатками», короче — тем, что сейчас мы будем называть «генаами»¹. Но понятие, которое Иоганнисен вкладывал в термин «ген», претерпело существенные изменения и прошло через ряд этапов.

В настоящее время установлено, что гены — это молекулы ДНК или участки таких молекул. Гены очень устойчивы и вследствие способности молекул ДНК к авторепродукции передаются в неизменном виде от родителей к детям в течение длинного ряда поколений. Гены обычно обозначаются буквами латинского алфавита.

Для многих локусов известно не одно, а несколько устойчивых состояний генов (расположенных в этих локусах). Такие состояния генов называют аллеломорфными генами, аллеломорфами, или просто аллелями.

Аллеломорфные гены (аллели) обозначаются одной (большой или маленькой) буквой — при наличии только двух аллеломорфных генов или одинаковыми маленькими буквами с различными значками — при многих аллеломорфных генах для одного локуса. Разные аллеломорфы одного локуса вызывают существенные различия признаков, возникающих под их влиянием. Так, один аллеломорф может вызывать зеленую окраску семян, а другой — желтую или один аллеломорф определяет образование выполненных, округлых семян, а другой — морщинистых.

У организмов, размножающихся половым путем, зиготы и возникающие из них клетки диплоидного поколения обычно заключают два гаплоидных набора хромосом, а в связи с этим и два набора генов, расположенных в этих хромосомах, из которых один получен от отцовского родителя, а другой — от материнского. Диплоидные организмы, заключающие два одинаковых аллеломорфа определенного гена, называются гомозиготными по этому гену, а заключающие разные аллеломорфы определенного гена, — гетерозиготными.

При редукционном делении возникающие гаплоидные клетки (споры или гаметы) получают только один гаплоидный набор хромосом и в связи с этим только один набор генов.

Таким образом, между поведением хромосом и поведением генов есть далеко идущее сходство.

Мендель, конечно, не знал и не мог знать о такой связи между генами и хромосомами, так как само существование хромосом еще не было известно науке. Но он сумел в основном правильно решить вопрос о соотношении между наследственными факторами и обусловленными ими признаками и о поведении генов при формирова-

¹ В сб.: «Этапы менделевизма». Под ред. Л. А. Сапегина. Одесса, 1923, с. 39.

нии половых клеток и в процессе оплодотворения, что было вторым его достижением, окончательно определившим успех его исследований, посвященных изучению законов наследственности.

Свои основные опыты Мендель провел в период с 1856 по 1863 г. В качестве главного материала для изучения закономерностей наследственности Мендель остановился на горохе, так как горох — самоопылитель, имеет много культурных сортов, стойко сохраняющих свои признаки, и обладает таким строением цветков, которое позволяет довольно легко проводить удаление пыльников и наносить пыльцу других сортов на рыльце кастрированных цветков. В своих исследованиях он использовал несколько десятков коммерческих сортов гороха, семена которых выписал из различных семенных фирм. Эти сорта отличались друг от друга по семи хорошо заметным и удобным для учета признакам, характер наследования которых Мендель и изучал в своих знаменитых опытах.

В течение двух лет была проведена контрольная проверка константности признаков этих сортов. Затем Мендель провел скрещивание сортов, оказавшихся вполне константными и отличавшихся друг от друга по 1, 2 и 3 парам контрастных признаков, хорошо заметных и удобных для учета. Мендель провел тщательное изучение всех семян, полученных от этих скрещиваний, и растений, выросших из этих семян, и аккуратно записал результаты своих наблюдений. Часть гибридных растений была скрещена с исходными сортами, а остальная — подвергнута самоопылению. Во втором поколении гибридов и в последующих поколениях Мендель также внимательно изучал все выращенные растения и записывал результаты своих наблюдений таким образом, чтобы легко можно было установить, какие именно признаки имел любой из потомков определенной пары родительских форм (генеалогические записи).

Полученные таким образом данные Мендель подвергнул математической обработке, в результате которой перед его глазами раскрылась четкая закономерность передачи отдельных признаков от родительских форм к их потомкам в ряде последовательных поколений. Эту закономерность Мендель сформулировал в виде правил наследственности, получивших позднее название «законы Менделя».

Сейчас применяют общепринятую генетическую номенклатуру, несколько отличающуюся от обозначений, которыми пользовался сам Мендель. Родительские формы обозначаются буквой P (лат. *parental* — родитель); женский родитель обозначается значком ♀ (знак Венеры — зеркало с ручкой), а мужской родитель значком ♂ (знак Марса — щит и копье), причем этими значениями обозначаются и гермафродитные растения, чтобы показать, в качестве какого (материнского или отцовского) родителя они были использованы.

Гибриды первого поколения обозначаются как F_1 (лат. *filial* — потомство), гибриды второго поколения — F_2 , третьего — F_3 и т. д.

Потомство, полученное от скрещивания гибридов F_1 с одним из родителей, обозначается как «бэккросс», а путем свободного опыления гибридов, обозначается как $\langle F_2 \rangle$.

Скрещивание двух форм обозначается значком « \times ». Расщепление в гибридных семьях обозначается значком « $::$ » (этот знак разделяет цифры, обозначающие количество организмов с различными признаками, по которым идет расщепление) или значком « $/$ ». Связь между диплоидным поколением и образуемыми им гаметами обозначается значком « \longrightarrow ».

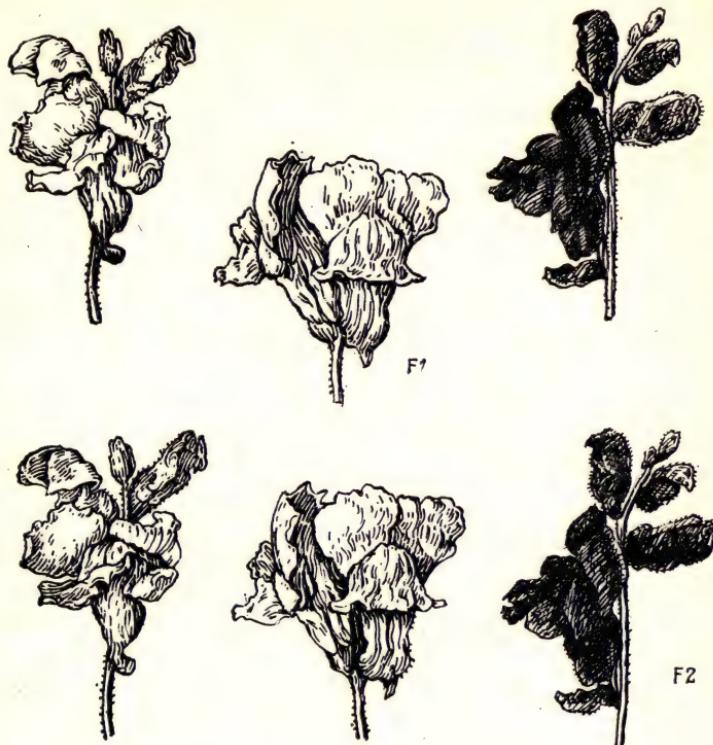


Рис. 25. Наследование окраски цветков у львиного зева (по Бауэру)

Первый закон Менделя. Первый закон Менделя — правило доминирования, или правило единобразия гибридов первого поколения. Это правило было установлено при изучении гибридов, полученных от скрещивания сортов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимно исключающих) признаков (такие скрещивания называются моногибридными).

Так, при скрещивании сорта гороха, имевшего округлые семена, с сортом, имевшим угловатые и морщинистые семена, все гибридные семена были круглыми, вне зависимости от того, какой сорт использовался в качестве женского родителя. При скрещивании сорта с серой окраской семенной кожуры и окрашенными цветками с сортом с белой окраской семенной кожуры и белыми цветками гибриды F_1 всегда имели серую семенную кожуру и окрашенные

цветки. При скрещивании сорта с выпуклыми, нигде не суживающимися, зрелыми бобами с сортом с более или менее морщинистыми зрелыми бобами, с глубоким перехватом между бобами, гибриды F_1 всегда имели выпуклые, нигде не суживающиеся, зрелые бобы.

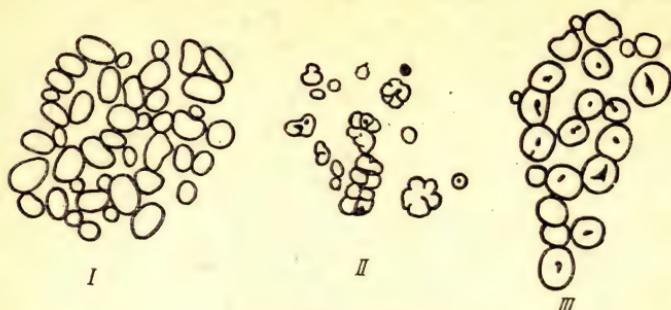


Рис. 26. Крахмальные зерна: I — круглого гороха, II — морщинистого гороха, III — помеси между ними (по Филиппченко)

На основании результатов этих и ряда других скрещиваний, давших аналогичные результаты, Мендель пришел к заключению, что при скрещивании сортов, отличающихся одной парой контрастных признаков, у гибридов F_1 всегда имеется признак одного из родителей. Он называл признаки, проявляющиеся у гибридов, доминантными (лат. dominans — господствующий), а непроявляющиеся у гибридов F_1 — рецессивными (лат. recessus — отступление).

Доминантные признаки Мендель обозначал большими буквами латинского алфавита, а рецессивные — маленькими. После вторичного открытия законов Менделя многими исследователями было установлено, что довольно часто гибриды F_1 занимают промежуточное положение между своими родительскими формами. Так, при скрещивании расы львиного зева (*Anthirrhinum majus* L.), имеющей кремовые цветки, с расой, имеющей красные цветки, растения гибридов F_1 имеют цветки бледно-красные и по окраске их занимают явно промежуточное положение между своими родителями (рис. 25).

В настоящее время известно много аналогичных случаев у самых различных объектов. Так, при внимательном изучении даже в одном из скрещиваний, изученных самим Менделем и приводимом им в качестве примера доминирования, удалось найти различия между гибридами F_1 и «доминантным» родителем. Речь идет о скрещивании сорта гороха с гладкими семенами с сортом с морщинистыми семенами. Дело в том, что в этом случае есть также существенные различия и в форме крахмальных зерен. При микроскопическом изучении гибридов F_1 было установлено, что у них форма крахмальных зерен промежуточная и по этому признаку

гибридные семена, имеющие окружную форму, всегда можно отличить от семян «доминантного» родителя (рис. 26). В таких случаях говорят о неполном доминировании или промежуточном проявлении соответствующих признаков.

В связи с большим количеством случаев неполного доминирования некоторые считают целесообразным изменить само название первого закона Менделя и называют его не «правилом доминирования», а «правилом единобразия первого поколения гибридов», который в такой формулировке отмечает главным образом однотипность гибридов первого поколения.

Второй закон Менделя. Второй закон Менделя — правило расщепления. Это правило было установлено при изучении гибридов F_2 и F_3 , полученных от скрещивания сортов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков. Рассмотрим результаты одного из таких скрещиваний. При скрещивании сорта, имеющего желтые семена, с сортом, имеющим зеленые семена, все гибридные семена имели зеленую окраску. Путем самоопыления 258 растений F_1 Мендель получил семена F_2 в количестве 8023 штук. Из этих семян 6022 имели желтую окраску и 2001 зеленую. Таким образом, в F_2 вновь появились семена с рецессивным признаком — желтой окраской в соотношении 3,01 желтых к 1 зеленому.

При выращивании и самоопылении растений из зеленых семян было обнаружено, что все эти растения образуют только зеленые семена.

Растения, полученные из желтых семян, при самоопылении вели себя совсем иначе. В F_3 Мендель вырастил (из желтых семян F_2) и подвергнул самоопылению 519 растений. 166 завязали только желтые семена, в то время как 353 растения образовали как желтые, так и зеленые семена в количествах, приближающихся к соотношению 3 : 1. Таким образом, эти растения разделились на две группы: группу растений, подобно желтосемянному родителю дававшую только желтые семена, и группу растений, подобно гибридам F_1 дававшую как желтые, так и зеленые семена в соотношении 3 : 1. Неконстантные и константные растения в F_3 были обнаружены в отношении 2,13 : 1, близком к соотношению 2 : 1.

В схематической форме расщепление по окраске семян, имевшее место в этом скрещивании, изображено на рисунке 27, I.

Аналогичные результаты Мендель получил также и в ряде моногибридных скрещиваний, в которых участвовали сорта гороха, отличавшиеся друг от друга не только окраской семян, но и другими признаками.

На основании результатов этих опытов он сформулировал правило о передаче наследственных признаков и расщеплении этих признаков в следующих словах: «...гибриды форм, обладающих парой отличных признаков, образуют семена, из которых половина дает вновь гибридные формы, тогда как другая дает растения, которые остаются константными и удерживают в равных количе-

ствах или доминирующий или рецессивный признак¹. Второе правило наследственности — основной вклад Грегора Менделя в экспериментальное изучение наследственности.

Чтобы объяснить такое поведение наследственных признаков, Мендель выдвинул гипотезу «чистоты гамет». Он предположил, что каждый наследственный признак зависит от особого элемента, что в соматических клетках эти элементы имеются в двойном количе-

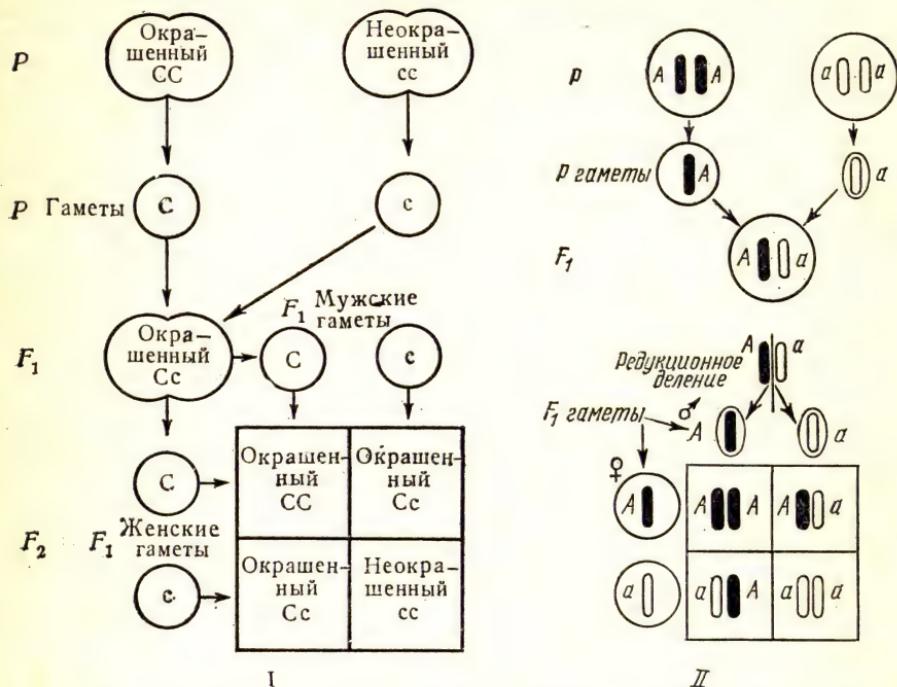


Рис. 27. Схема моногибридного скрещивания сорта гороха с желтыми семенами с сортом с зелеными семенами (*I*) и схема наследования окраски семян у гороха, основанная на понимании гена, контролирующего этот признак как локуса хромосомы (*II*) (пояснения в тексте)

стве (причем один набор элементов получен от отцовского, а другой от материнского родителя) и что при образовании половых клеток (которые Мендель называет зародышевыми и пыльцевыми клетками) эти элементы расходятся в различные клетки, вследствие чего половые клетки всегда заключают только один набор элементов. Соматические клетки, заключающие два набора элементов, для каждого наследственного признака могут заключать два одинаковых элемента — чистые зиготы (гомозиготы по современной терминологии) по этому признаку или заключать два разных

¹ В кн.: «Классики естествознания». Книга 10. Г. Мендель. «Опыты над растительными гибридами». М.—П., Госиздат, 1923, с. 16.

элемента — нечистые зиготы (гетерозиготы) по этому признаку. Половые же клетки, заключающие только один набор элементов, могут заключать только один элемент для каждого наследственного признака и поэтому всегда чисты по элементам всех наследственных признаков¹.

Из приведенного пересказа гипотезы чистоты гамет видно далеко идущее сходство между поведением элементов и поведением хромосом. Но во времена Менделя хромосомы и многие очень важные особенности полового процесса были еще неизвестны науке. Поэтому для современников Менделя гипотеза чистоты гамет прозвучала как остроумная, но недостаточно убедительная догадка.

В настоящее время точно установлено, что элементы Менделя соответствуют генам — маленьким участкам хромосом, поэтому сходство между поведением элементов (генов) и поведением хромосом стало вполне понятным.

При таком понимании механизма передачи наследственных признаков второй закон Менделя и гипотеза чистоты гамет могут быть изложены очень ясно и наглядно.

Если предположить, что гены (элементы Менделя) *A* и *a*, определяющие желтую и зеленую окраску семян, расположены в одном из локусов хромосомы I, то поведение этих аллеломорфных генов при формировании гамет и образовании зигот можно схематически изобразить так, как это сделано на рисунке 27, II. На этом рисунке видно, что при скрещивании сорта с желтыми семенами, имеющего элементы *AA*, с сортом с зелеными семенами, обладающим элементами *aa*, происходит соединение гамет *A* с гаметами *a* и возникают гетерозиготные диплоидные растения, имеющие элементы *Aa* и образующие желтые семена вследствие доминирования желтой окраски семян над зеленой.

У растений *F*₁ во время редукционного деления хромосомы I, полученные от отцовского и материнского родителя и заключающие элементы *A* и *a*, отходят в разные дочерние клетки. Поэтому гаплоидные споры, возникающие в результате мейозиса, всегда заключают только один из этих элементов — *A* или *a*. Вполне естественно, что яйцеклетки, образующиеся в зародышевых мешках, и спермии, образующиеся в пыльцевых зернах, также заключают только один из этих элементов — *A* или *a*.

Яйцеклетки с элементом *A* и яйцеклетки с элементом *a* образуются в равном количестве, так же как и спермии *A* и *a*. Оплодотворение яйцеклеток *A* и *a* любым из спермиев — *A* или *a* является равновероятным. При самоопылении гибридов *F*₁ количество гибридов *F*₂ с определенными сочетаниями элементов *A* и *a* зависит от числа сочетаний гамет *A* и *a*.

¹ Следует иметь в виду, что у растений в результате мейозиса образуются споры, имеющие гаплоидные числа хромосом и дающие начало мужским и женским гаметофитам, которые и образуют гаметы — яйцеклетки и спермии.

Гибриды AA и aa (гомозиготы) могут возникнуть только при одном, строго определенном сочетании гамет (гамет A и A в первом случае и гамет a и a во втором случае). Гибриды же Aa (гетерозиготы) могут возникнуть при двух различных сочетаниях гамет (A и a или a и A) и вследствие этого образуются вдвое чаще, чем каждая из гомозигот.

Среди гибридов F_2 $\frac{1}{4}$ растений AA , $\frac{1}{4}$ растений aa и $\frac{1}{2}$ растений Aa , что хорошо согласуется с поведением хромосом во время редукционного деления и поведением гамет в процессе оплодотворения.

Графически эти сочетания очень наглядно можно показать при помощи так называемой решетки Пеннетта. При составлении этой решетки женские гаметы гибридов F_1 записываются снаружи решетки по горизонтали, а мужские гаметы наверху решетки по вертикали. Возникающие в результате слияния гамет зиготы записываются внутри решетки в клетках на пересечении линий, идущих от соответствующих гамет (см. рис. 27, I).

В F_2 гомозиготные растения (AA и aa) образуют гаметы только одного типа и поэтому дают в F_3 однородное потомство. Гетерозиготные растения (Aa), напротив, образуют гаметы двух типов (A и a) и поэтому в F_3 дают расщепление, подобное расщеплению в потомстве гибридов F_1 .

При полном доминировании в F_2 растения с разным наследственным строением (разным генотипом) — AA и Aa имеют одинаковый внешний облик (одинаковый фенотип) и разницу между ними можно обнаружить только при изучении их потомства (гомозиготные растения дают однородное потомство, а гетерозиготные — расщепляющееся). Именно это слияние двух генотипически различных, но фенотипически неразличимых групп и дает характерное для моногибридных скрещиваний расщепление 3 : 1, получившее такую широкую известность.

Рассмотрим еще одно важное обстоятельство, связанное с характером расщепления наследственных признаков в гибридных семьях. Формирование гаплоидных клеток путем редукционного деления происходит на основе структурных закономерностей и вследствие этого у гетерозиготных организмов в тетрадах, возникающих в результате двух делений мейозиса, число спор, заключающих один аллеломорфный ген, всегда в точности равно числу спор, заключающих другой аллеломорф.

Соединение гамет с различными генотипами во время полового процесса обычно происходит совершенно случайно и следует законам теории вероятности. Поэтому эмпирически устанавливаемое соотношение зигот с определенными генотипами не совпадает полностью, а только более или менее полно приближается к теоретически ожидаемому соотношению.

При изучении небольшого количества гибридных организмов в расщепляющихся семьях эмпирически полученное соотношение часто очень сильно отличается от теоретически ожидаемого. При увеличении количества изучаемых гибридных организмов эмпири-

чески получаемые соотношения начинают все больше и больше соответствовать теоретически ожидаемому соотношению, но только исключительно редко полностью совпадают с ним.

Такое относительное приближение эмпирически полученных соотношений и имело место в опытах Менделя. Как указано выше, при изучении характера наследования окраски семян у 8023 семян F_2 эмпирически полученное соотношение желтых семян к зеленым было 3,01 : 1 вместо теоретически ожидаемого соотношения 3 : 1 (очень хорошее приближение).

В том же опыте в F_3 у 519 растений, выращенных из желтых семян, эмпирически полученное соотношение гетерозигот (aa) к гомозиготам (AA) было 2,13 : 1 вместо теоретического 2 : 1 (удовлетворительное соотношение).

Мендель подсчитал число желтых и зеленых семян у каждого из 258 растений гибридов F_1 , полученных от скрещивания сорта с желтыми семенами с сортом с зелеными семенами. В статье «Опыты над растительными гибридами» он опубликовал соотношения числа желтых и зеленых семян в десяти семьях (происходивших от 10 растений), взятых без всякого выбора (табл. 1).

В этих семьях эмпирически полученные соотношения очень сильно отличаются от теоретически ожидаемого соотношения (например, 25 : 11 и 24 : 13 вместо теоретически ожидаемого 3 : 1). Кроме того, среди 258 гибридных семей, не включенных в эту десятку, были семьи, в которых соотношение желтых и зеленых семян еще сильнее отклонялось от теоретически ожидаемого соотношения 3 : 1. Так, в одной из таких семей на 32 желтых семени имелось только 1 зеленое, а в другой на 20 желтых приходилось 19 зеленых.

Но эти резкие отклонения от теоретически ожидаемого соотношения ни в какой мере не ставят под сомнение правило расщепления, открытое Г. Менделем, так как по теории вероятностей эмпирически установленные соотношения в малых выборках, как правило, сильно отклоняются от теоретически ожидаемых соотношений и только в очень больших выборках довольно близко приближаются к теоретически ожидаемым соотношениям, что и имело место у Менделя, когда он сложил число желтых и число зеленых семян во всех 258 изученных им гибридных семьях.

Больше того, в 1940 г. один из крупнейших советских математиков А. Н. Колмогоров в статье «Об одном новом подтверждении законов Менделя» при анализе фактических данных, полученных Н. И. Ермолаевой под руководством Т. Д. Лысенко (она проводила опыты Менделя и повторила многие из них), убедительно показал, что в малых семьях эмпирически полученные соотношения должны существенно отклоняться от теоретически ожидаемых соотношений. А. Н. Колмогоров при этом на основании теории вероятностей произвел подсчет не только тех отклонений от теоретически ожидаемых отношений, которые допустимы в малых семьях, но также подсчитал те отклонения от теоретически ожидаемого соотношения, которые неизбежно должны быть в малых семьях.

Таблица 1

Количество растений с желтыми и зелеными семенами в 10 случайно взятых семьях
(по Менделию)

№ растения	Опыт 1		Опыт 2	
	форма семян		окраска белка	
	круглая	угловатая	желтая	зеленая
1	45	12	25	11
2	27	8	32	7
3	24	7	14	5
4	19	10	70	27
5	32	11	24	13
6	26	6	20	6
7	88	24	32	13
8	22	10	44	9
9	28	6	50	14
10	25	7	44	18

мого наследования было основано изучения потомства от скрещиваний. Так, при скрещивании сорта гороха, имевшего округлые желтые семена — $AABB$ (элемент, определяющий круглую форму семян, Мендель обозначил буквой B , а элемент, определяющий угловатую форму семян, буквой b), с сортом, имевшим зеленые угловатые семена, гибриды F_1 имели желтые круглые семена, так как округлая форма семян доминирует над угловатой. В F_2 среди 556 полученных семян Мендель обнаружил 315 круглых желтых, 101 угловатых желтых, 108 круглых зеленых и 32 угловатых зеленых, что довольно близко соответствует соотношению 9 : 3 : 3 : 1.

При рассмотрении этого соотношения видно, что наряду с семенами, обладающими сочетаниями признаков, характерными для исходных форм — круглые желтые и угловатые зеленые, в F_2 появляются семена с новыми сочетаниями признаков — круглые зеленые и угловатые желтые, т. е. происходит перекомбинация признаков исходных форм.

На основании подробного анализа этого скрещивания и ряда аналогичных скрещиваний Мендель пришел к заключению, что элементы A и B у гибридов $ABab$ при образовании половых клеток

¹ Колмогоров А. Н. Об одном новом подтверждении законов Менделя. ДАН, т. 27, 1 : 38—48, 28, 9 : 834—835. М., 1940.

² Ермолаева Н. А. Яровизация. 1—2 : 127—134, 1938.

³ Лысенко Т. Д. По поводу статьи академика А. Н. Колмогорова, 1940.

При этом оказалось, что отклонения от соотношения 3 : 1, имевшиеся в малых семьях в опытах Н. И. Ермолаевой, очень хорошо соответствуют тем отклонениям, которые теоретически ожидаются в малых выборках, и что если бы такие отклонения отсутствовали, то результаты опытов Н. И. Ермолаевой действительно противоречили бы законам Менделя.

На основании этих расчетов А. Н. Колмогоров¹ пришел к заключению, что результаты опытов Н. И. Ермолаевой² не опровергают законы Менделя, как считала сама Н. И. Ермолаева и ее руководитель Т. Д. Лысенко³, а, напротив, лишний раз подтверждают правильность этих законов. Таким образом, сформулированный сто лет тому назад второй закон Менделя и на этот раз с честью выдержал проверку временем.

Третий закон Менделя. Третий закон Менделя — правило независимости сформулировано Менделем на основании изучения потомства от дигибридных и тригибридных скрещиваний. Так, при скрещивании сорта гороха, имевшего

распределяются между ними совершенно независимо друг от друга и дают различные сочетания с одинаковой частотой. Поэтому среди половых клеток, образуемых гибридами F_1 , одна половина заключает элемент A , другая a . Так же обстоит дело и с элементами B и b . Каждая половая клетка содержит только по одному представителю от пары элементов $A-a$ и по одному представителю от пары $B-b$, поэтому возможны только четыре сочетания — AB , Ab , aB , ab . Это в равной мере относится как к зародышевым клеткам, так и к пыльцевым (Мендель называл яйцеклетки зародышевыми клетками, а спермии — пыльцевыми клетками и не проводил четкого разграничения между спорами и гаметами).

Сочетания гамет с различными генотипами происходят совершенно случайно, поэтому образование зигот у гибридов F_1 при дигибридных скрещиваниях алгебраически можно выразить следующей формулой: $(AB + Ab + aB + ab) \times (AB + Ab + aB + ab)$. После раскрытия скобок и объединения зигот, которые (при условии полного доминирования) должны иметь одинаковую внешность (одинаковые фенотипы), эта формула приобретает следующий вид: $9AB : 3Ab : 3aB : ab$, который полностью соответствует эмпирически найденному соотношению: 9 круглых желтых (AB) : 3 угловатых желтых (Ab) : 3 круглых зелеными (aB) : 1 угловатому зеленому (ab).

Если предположить, что элементы A и B расположены в разных, негомологичных хромосомах (а независимое распределение наследственных факторов имеет место только при этом условии), то, пользуясь современной терминологией, весь процесс расщепления можно описать при помощи решетки Пеннета просто и ясно.

Для увеличения наглядности пары хромосом, в которых рас-

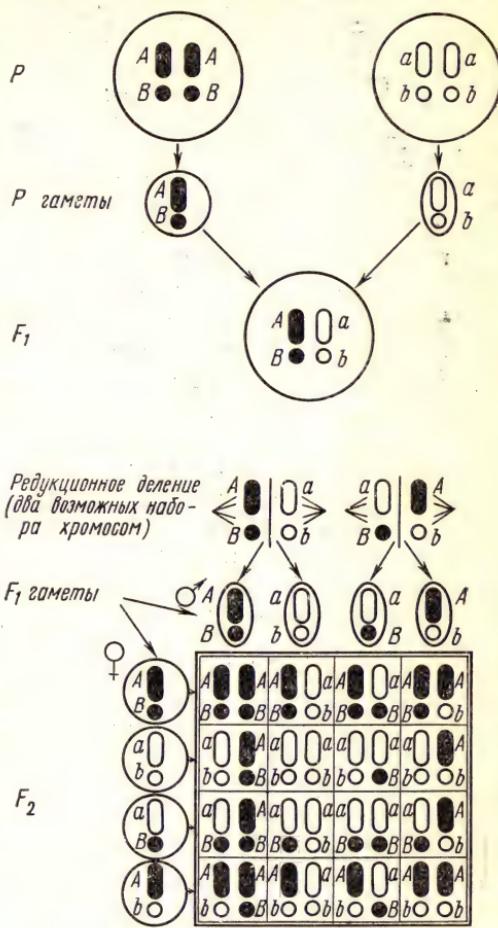


Рис. 28. Хромосомное объяснение закона независимого распределения генов при дигибридном скрещивании

положены гены A и a , изображена в виде довольно длинных палочковидных тел, а пара хромосом, в которых расположены гены B и b , в виде маленьких округлых тел. Хромосомы доминантного родителя окрашены в черный цвет, а хромосомы рецессивного оставлены белыми (рис. 28).

На рисунке 28 видно, что так как после мейоза число хромосом уменьшается вдвое, то гаметы доминантного родителя имеют генотип AB , а гаметы рецессивного — генотип ab . Соединение таких гамет дает зиготу F_1 с генотипом $Abab$. Во время мейозиса у растений F_1 отцовские и материнские хромосомы расходятся в дочерние клетки совершенно независимо друг от друга. Поэтому гаплоидные половые клетки с равной вероятностью могут содержать как две хромосомы одного из родителей — AB или ab , так и одну хромосому от одного родителя и вторую хромосому от другого — Ab или aB .

Мужские и женские гаметы этих четырех групп соединяются между собой совершенно свободно, с равной вероятностью образуя зиготы, возникающие в результате сочетания мужских и женских гамет с любым из четырех генотипов: AB , Ab , aB и ab .

Решетка Пеннетта, изображенная в нижней части рисунка 28, дает наглядное изображение свободного сочетания гамет и генотипов зигот, возникающих в результате сочетания этих гамет. При внимательном рассмотрении этой решетки видно, что зиготы, выписанные внутри решетки, образуют комбинационный ряд, состоящий из 9 членов, которые отличаются друг от друга по своему генотипу (набору имеющихся у них элементов).

Частоту встречаемости этих 9 членов можно записать следующим образом: $AABB + AAbb + aaBB + aabb + 2AABb + 2aaBb + 2AaBB + 2Aabb + 4AabB$.

При условии полного доминирования члены, гетерозиготные по определенному элементу, по внешнему облику не отличимы от членов, гомозиготных по доминантному элементу, и соединяются с такими членами в одну фенотипическую группу. Легко увидеть, что есть четыре таких фенотипических группы: AB — круглые желтые, Ab — круглые зеленые, aB — угловатые желтые, ab — угловатые зеленые.

После подсчета и объединения фенотипически сходных зигот в группы получается соотношение этих групп: $9AB : 3aB : 3Ab : 1ab$, полностью совпадающее с соотношением, вычисленным Г. Менделем алгебраическим путем.

Для подтверждения своего тезиса о независимом распределении наследственных факторов при формировании гамет Менделев получил еще дополнительные данные путем изучения возвратных скрещиваний F_1 с рецессивным родителем. Изучая потомство от таких скрещиваний, он установил, что при возвратных скрещиваниях: $ABab \times abab$ в потомстве с одинаковой частотой возникают растения четырех типов: $ABab$, $Abab$, $aBab$, $abab$. Так как в этих скрещиваниях от сорта, являющегося рецессивным родителем, всегда приходят гаметы ab , то из этого следует, что от гибридов F_1

действительно с равной частотой приходят гаметы четырех типов: AB , Ab , aB и ab .

Изучение потомства от возвратных скрещиваний гибридов с рецессивным родителем в настоящее время очень широко используется в экспериментальной генетике.

Соединение гамет с различными генотипами и при возвратных скрещиваниях происходит совершенно случайно, и вследствие этого степень соответствия эмпирически обнаруженного числа зигот определенного типа теоретически ожидаемому числу зигот этого типа следует закону больших чисел.

В малых семьях расхождение между эмпирически найденными и теоретически ожидаемыми числами может быть очень сильным. В больших семьях или при объединении ряда семей, если изучается большое количество растений, соответствие между эмпирически найденными и теоретически ожидаемыми соотношениями бывает очень близким.

Мендель провел один опыт, в котором исходные сорта отличались друг от друга по 3 парам контрастных признаков (тригибридное скрещивание). Для признаков, участвовавших в этом опыте, он принял следующие обозначения:

- | | |
|------------------------------------|-----------------------------|
| A — округлая форма семян | a — угловатая форма семян |
| B — желтая окраска семян | b — зеленая окраска семян |
| C — кожура семян серо-коричневая | c — кожура семян белая |

Один из родительских сортов имел круглые желтые семена с серо-коричневой кожурой и генотип $AABBCC$, а второй родительский сорт — угловатые зеленые семена с белой кожурой и генотип $aabbcc$. Гибриды F_1 имели круглые желтые семена с коричневой кожурой и генотип $AaBbCc$.

24 гибрида F_1 были самоопылены и из полученных от них семян выращено 639 растений F_2 , давших сложное расщепление по всем 3 парам контрастных признаков, которыми исходные родительские сорта отличались друг от друга.

После тщательного изучения растений F_2 и проверки потомства каждого из этих растений в F_3 , Мендель смог установить наследственное строение (генотип) всех растений F_2 . При этом были найдены следующие количества растений с различными генотипами.

Тройные гомозиготы		Двойные гомозиготы	
8	растений $AABBCC$	22	растения $AABBCC$
14	» $AABBcc$	17	» $AAbbCc$
9	» $AAbbCC$	25	» $aaBBCc$
11	» $AAbbcc$	20	» $aabbCc$
8	» $aaBBCc$	15	» $AABbCC$
10	» $aaBBcc$	18	» $aaBbcc$
10	» $aaabbC$	19	» $aaBbCC$
7	» $aabbcc$	24	» $aaBbcc$
		14	» $AaBBCC$
		18	» $AaBBCc$
		20	» $AabbCC$
		16	» $Aabbcc$

45	растений	$AABbCc$	78	растений	$AaBbCc$
36	»	$aaBbCc$			
38	»	$AaBBCc$			
40	»	$AabbCc$			
49	»	$AaBbCC$			
48	»	$AaBbcc$			

Таким образом, в комбинационном ряду, который образуют гибриды F_2 , 27 членов с различными генотипами. 8 из них гомозиготны по всем трем признакам и встречаются каждый в среднем около 10 раз, 12 членов гомозиготны по двум признакам, гетерозиготны по одному признаку и встречаются в среднем по 19 раз, 6 членов гомозиготны по одному признаку, гетерозиготны по двум признакам и встречаются в среднем по 43 раза. И один член гетерозиготен по всем трем признакам и встречается 78 раз.

Соотношение встречаемости различных членов очень близко подходит к соотношению 1 : 2 : 4 : 8 и было принято Менделем за «истинное», теоретически ожидаемое соотношение. В связи с этим расщепление F_2 на члены, отличные друг от друга по генотипу, он написал в следующей форме:

$$\begin{aligned}
 & AABBC\bar{C} + AAB\bar{B}C\bar{c} + AAb\bar{B}CC + AAb\bar{B}cc + aaBBCC + aaBB\bar{C}c + \\
 & + aabbCC + aabbcc + 2AABBC\bar{c} + 2AAb\bar{B}C\bar{c} + 2aaBB\bar{C}c + 2aabbC\bar{c} + \\
 & + 2AABbCC + 2AABbcc + 2aaBbCC + 2aaBbcc + 2AaBBCC + 2AaBB\bar{C}c + \\
 & + 2AabbCC + 2Aabbcc + 4AA\bar{B}bC\bar{c} + 4aaBb\bar{C}c + 4AaBBC\bar{c} + 4AabbC\bar{c} + \\
 & + 4AaBbCC + 4AaBbcc + 8AaBbC\bar{c}.
 \end{aligned}$$

Путем анализа этого комбинационного ряда Мендель установил, что его можно получить, если перемножить между собой три ряда: $A+2Aa+a$, $B+2Bb+b$, $C+2Cc+c$. Эти ряды представляют собой ряды расщепления F_2 при моногибридных скрещиваниях форм, контрастных по каждой из тех пар признаков, по которым различались исходные родительские сорта в этом тригибридном скрещивании. Такое расщепление возможно только в том случае, если все три пары признаков, участвующие в тригибридном скрещивании, при формировании половых клеток (точнее, при образовании гаплоидных клеток микро- и макроспор в результате редукционного деления) расходятся в эти клетки совершенно независимо друг от друга.

Таким образом, и результаты расщепления наследственных признаков в этом опыте тоже убедительно говорят о том, что различные наследственные признаки передаются потомству независимо друг от друга.

На основании анализа проведенных дигибридных и тригибридных скрещиваний Мендель сформулировал свой третий закон наследственности (правило независимого наследования признаков) в следующих словах: «...потомки гибридов, соединяющих в себе несколько существенно различных признаков, представляют из

себя членов ряда комбинаций, в котором связаны ряды развития каждой пары различных признаков. Этим в то же время доказывается, что поведение каждой пары различных признаков в гибридном соединении независимо от других различий у обоих основных растений»¹.

При изучении внешнего облика членов ряда F_2 от тригибридного скрещивания, в случае полного доминирования, многие члены по своему внешнему облику неотличимы друг от друга и могут быть отнесены в одну фенотипическую группу. После такого объединения фенотипически сходных членов Мендель получил следующее расщепление по фенотипу: $27ABC + 9ABc + 9AbC + 9aBC + 3Abc + 3aBc + 3abC + 1abc$, характерное для тригибридного расщепления.

В наиболее общей форме алгебраическое выражение расщепления при полигибридных скрещиваниях может быть выражено в следующей формуле:

$$\begin{aligned} P \quad & AAbbCCDDee \dots \times aaBBccddEE \dots \\ & F_1 \quad AaBbCcDdEe \dots \\ F_2 \quad & (A+a)^2 (B+b)^2 (C+c)^2 (D+d)^2 (E+e)^2 \dots \end{aligned}$$

Менделем были установлены правила, позволяющие для каждого из более сложных случаев гибридизации определить, какое число особей охватывает общая формула, сколько в этой формуле членов и сколько членов будут гомозиготны, а также число сортов гамет (равное числу гомозиготных форм в F_2), образуемых гибридами F_1 .

Согласно этим правилам, если обозначить n число пар признаков, которыми отличаются исходные формы, для F_2 число особей в общей формуле равно 4^n (4 у моногибридов, 16 у дигибридов, 64 у тригибридов, 256 у тетрагибридов и т. д.).

Число членов (число различных генотипов) равно 3^n (3 у моногибридов, 9 у дигибридов, 27 у тригибридов, 81 у тетрагибридов и т. д.).

Число гомозиготных форм (и число фенотипов при полном доминировании) равно 2^n (2 у моногибридов, 4 у дигибридов, 8 у тригибридов, 16 у тетрагибридов и т. п.).

Число сортов гамет равно 2^n (2 у моногибридов, 4 у дигибридов, 8 у тригибридов, 16 у тетрагибридов и т. д.).

Эти расчеты и в настоящее время имеют существенное значение при закладке генетических опытов для предварительного определения необходимых размеров гибридных семейств в F_2 и в селекционной работе при искусственных скрещиваниях для примерной оценки ожидаемого варьирования по хозяйственно ценным признакам и наиболее целесообразных объемов такой селекционной работы.

¹ Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. В кн.: «Классики естествознания». Книга 10. Госиздат, 1923, с. 22.

При сопоставлении исследований Грегора Менделя с работами его предшественников и последователей видно, что основной вклад Г. Менделя в учение о наследственности и изменчивости заключается в разработке генеалогического метода и установлении дискретного характера наследственности.

ГЛАВА 5

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ФАКТОРОВ

Мендель в своих исследованиях выявил только одну форму взаимодействия между аллеломорфными генами — полное доминирование одного аллеломорфа и полную рецессивность другого. В настоящее время известно, что взаимодействие между наследственными факторами сложно и многообразно, что фенотипическое выражение большинства признаков и свойств формируется в результате взаимодействия многих генов в процессе индивидуального развития организма и что это взаимодействие отражается на характере расщепления как в моногибридных, так и особенно в полигибридных скрещиваниях.

Взаимодействие генов при всем его многообразии все же можно разбить на две основные группы: взаимодействие между аллеломорфными генами и взаимодействие между неаллеломорфными генами.

Известны три основные формы взаимодействия между аллеломорфными генами: полное доминирование (см. гл. 4), неполное доминирование и независимое проявление.

Взаимодействие аллеломорфных генов. *Неполное доминирование*, о котором говорилось при рассмотрении первого правила Менделя, дает особые формы расщепления вследствие того, что при этой форме взаимодействия генов все гетерозиготы и гомозиготы по фенотипу резко отличаются друг от друга. Хорошим примером характера расщепления при неполном доминировании может служить наследование окраски цветков у садового растения Ночная красавица (*Mirabilis jalape*). При скрещивании расы с красными цветками (*AA*) с расой с белыми цветками (*aa*) гибриды *F*₁ имеют розовые цветки, т. е. имеет место неполное доминирование. В *F*₂ идет расщепление в соответствии 1 красноцветковое растение : 2 розовоцветковым : 1 белоцветковому. При этом наблюдается полное соответствие между генотипом и фенотипом — гомозиготы по *A* (*AA*) имеют красные цветки, гетерозиготы (*Aa*) розовые, а гомозиготы по гену *a* (*aa*) — белые (рис. 29).

При дигибридных и полигибридных скрещиваниях, в которых все участвующие в скрещивании гены имеют неполное доминирование, расщепление в *F*₂ также имеет своеобразный характер, так

как фенотипические группы полностью соответствуют расщеплению по генотипу.

У довольно большого количества генов известно не два аллеломорфных состояния, а много. Примером множественных аллелей могут служить гены, определяющие окраску шерсти у кроликов. Эти животные бывают совсем белые (альбинизм), со сплошной окраской и гималайской, когда лапы, хвост, уши и кончик носа окрашенные, а вся остальная шерсть белая (рис. 30). При скрещивании кроликов, гомозиготных по гену, определяющему сплошную окраску, с кроликами, гомозиготными по гималайской, в F_1 доминирует сплошная окраска, а в F_2 идет расщепление в соответствии 3 со сплошной окраской к 1 с гималайской. При скрещивании с полными альбиносами гималайская окраска доминирует и дает в

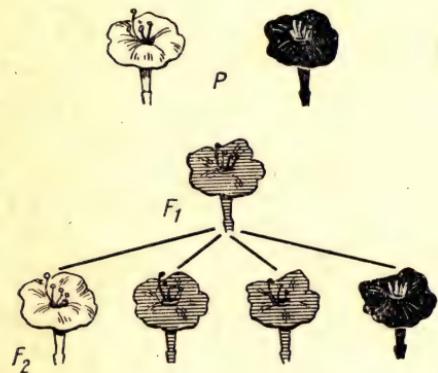


Рис. 29. Расщепление по окраске цветков у ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*) — неполное доминирование (по Бауру)

F_2 расщепление 3 : 1. И, наконец, сплошная окраска при скрещивании с альбиносами доминирует, а во втором поколении дает расщепление 3 : 1.

Следовательно, гималайская окраска рецессивна к сплошной и доминантна по отношению к альбиносам.

Существуют и еще более сложные соотношения между множественными аллелями. Так, у ряда растений и животных (кукуруза, тутовый шелкопряд, дрозофila и т. д.) известны очень большие серии множественных аллеломорфов, причем в пределах многих из этих серий между одними аллеломорфными генами наблюда-

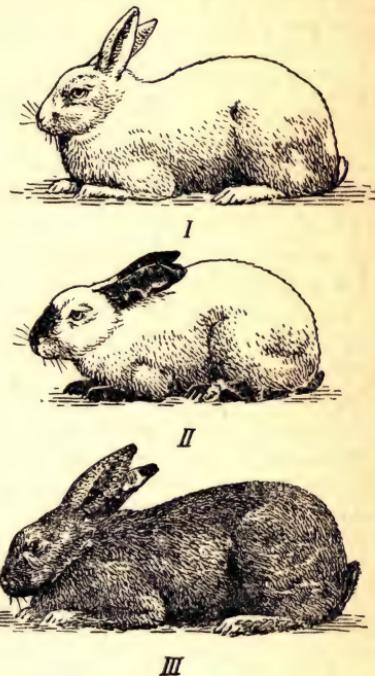


Рис. 30. Множественные аллели у кролика: I — альбинос, II — гималайский кролик, III — сплошная окраска (по Синоту и Денну)

ется полное доминирование, а между другими генами той же серии — неполное.

При *независимом проявлении* у гетерозиготных организмов каждый из аллеломорфных генов вызывает формирование контролируемого им признака независимо от того, какой из других аллеломорфных ему сопутствует.

Примером этой формы взаимодействия может служить взаимодействие генов, определяющее серологические различия у людей и некоторых животных. Так, ген I^A определяет образование в эритроцитах антигена A , в то время как ген I^B определяет образование антигена B . Люди, гетерозиготные по этим генам $I^A I^B$, заключают в своих эритроцитах как антиген A , так и антиген B .

Взаимодействие неаллеломорфных генов. Для взаимодействия неаллеломорфных генов известны 4 основные формы взаимодействия: 1) комплементарность, при которой соответствующий признак развивается только в присутствии двух определенных неаллеломорфных генов; 2) эпистаз, при котором один из генов полностью подавляет действие другого неаллеломорфного гена; 3) полимерия, при которой неаллеломорфные гены действуют на формирование одного и того же признака и вызывают примерно одинаковые изменения его; 4) модификация, при которой одни гены видоизменяют действие других, подавляя, интенсифицируя или ослабляя их.

Взаимодействие генов обычно происходит в цитоплазме между белками-ферментами, синтез которых гены определяют, или между веществами, образующимися под влиянием этих ферментов. Возможны три случая такого взаимодействия: 1) для формирования определенного признака необходимо взаимодействие двух ферментов, образование которых определяют два неаллеломорфных гена; 2) фермент, образующийся под контролем одного гена, полностью подавляет или нейтрализует действие фермента, образующегося под контролем другого, неаллеломорфного, гена; 3) два фермента, образующиеся под контролем неаллеломорфных генов, действуют на один и тот же процесс таким образом, что их совместное присутствие обусловливает возникновение и усиливает проявление признака, формирующегося под влиянием этого процесса. Ясно видно, что все три случая соответствуют трем основным формам взаимодействия неаллеломорфных генов: комплементарности, эпистазу и полимерии.

Известны примеры, в которых изучена биохимическая природа такого взаимодействия и определены химические вещества, образование которых контролируют взаимодействующие неаллеломорфные гены. Эти примеры будут разобраны в главе 13, но один из них приводится здесь.

При *комплémentарности* каждый из взаимодействующих неаллеломорфных генов по одиночке не обеспечивает формирования определенного признака, но в присутствии обоих неаллеломорфных генов оно происходит. Примером такого взаимодействия может служить образование коричневого пигmenta у шелковичного

червя. Коричневый пигмент у насекомых имеет большое значение для жизнеспособности и связан с развитием фототаксиса. У тутового шелкопряда найдено две рецессивные мутации двух неаллеломорфных генов, которые обозначены как $w - 1$ и $W - 2$ и обе приводят к полной потере коричневого пигмента.

Гибриды первого поколения от скрещивания двух форм, лишенных коричневого пигмента, из которых одна гомозиготна по гену $w - 1$ ($w - 1 w - 1 W - 2 W - 2$), а другая по гену $w - 2$ ($W - 1 W - 1 w - 2 w - 2$), имеют коричневый пигмент, так как заключают и ген $W - 1$ и ген $W - 2$ ($W - 1 w - 1 W - 2 w - 2$).

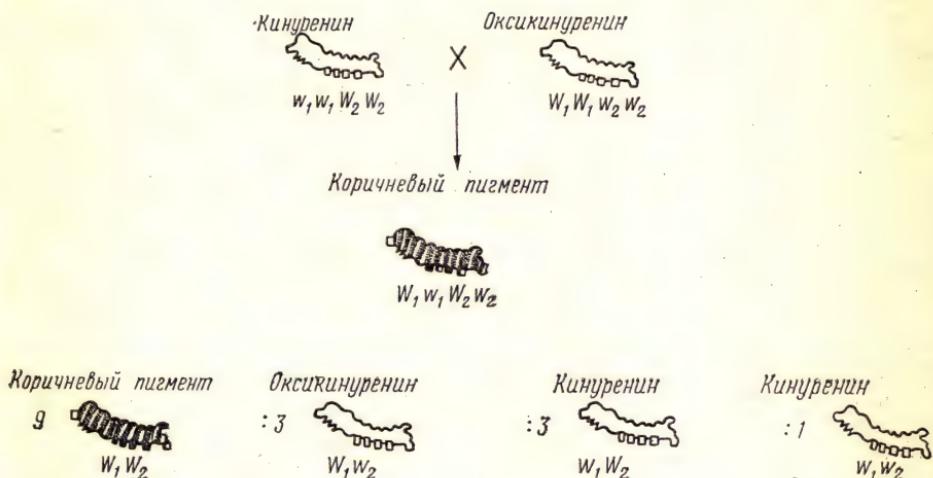


Рис. 31. Наследование коричневого пигмента у тутового шелкопряда (пояснения в тексте)

В F_2 идет расщепление на формы, имеющие коричневый пигмент, и формы, лишенные этого пигмента, в соотношении 9:7 (рис. 31).

Установлено, что образование коричневого пигмента связано с кинуренином и оксикинуренином, для которых в свою очередь исходным продуктом является триптофан.

Вместе с пищей (листья шелковицы) тутовый шелкопряд в изобилии получает триптофан, который под влиянием соответствующих ферментов претерпевает ряд химических изменений и превращается сначала в кинуренин, затем в оксикинуренин и, наконец, в коричневый пигмент.

Ген $w - 1$ (в гомозиготном состоянии) обуславливает образование белка, не имеющего ферментативных свойств, определяющих превращение кинуренина в оксикинуренин. Животные, гомозиготные по гену $w - 1$, лишены оксикинуренина, и у них накапливается значительное количество кинуренина.

Ген $w - 2$ в гомозиготном состоянии обуславливает отсутствие фермента, контролирующего превращение оксикинуренина в коричневый пигмент. Поэтому животные, гомозиготные по гену $w - 2$, также лишены коричневого пигмента, но у них накапливается не кинуренин, а оксикинуренин.

Гибриды F_1 от скрещивания генотипически различных форм, лишенных коричневого пигмента ($w - 1 w - 1 W - 2 W - 2$ $W - 1 W - 1 w - 2 w - 2$), гетерозиготны по генам $W - 1$ и $W - 2$. Имея в одинаковом количестве нормальные аллеломорфы генов $w - 1 w - 2$, они способны превращать кинуренин в оксикинуренин и оксикинуренин в коричневый пигмент.

Во втором поколении некоторые животные несут гены $w - 1$ или $w - 2$ в гомозиготном состоянии и лишены пигмента (см. рис. 31).

Ранее было отмечено, что лишенные коричневого пигмента исходные формы $w - 1 w - 1 W - 2 W - 2$ и $W - 1 W - 1 w - 2 w - 2$ отличаются друг от друга по содержанию кинуренина и оксикинуренина. Поэтому в F_2 среди особей без коричневого пигмента следовало ожидать $4/7$, накапливающих кинуренин и $3/7$, накапливающих оксикинуренин. И действительно, среди особей F_2 примерно в равном количестве были найдены как организмы, лишенные коричневого пигмента, но заключавшие кинуренин, так и особи, лишенные коричневого пигмента и заключавшие оксикинуренин. Таким образом не только установлен характер расщепления в F_2 , обусловленный взаимодействием двух неаллеломорфных генов, но и выявлены те биохимические процессы, которые обусловлены этим взаимодействием.

Другим примером комплементарного взаимодействия генов может служить расщепление, возникшее при скрещивании некоторых сортов душистого горошка (*Lathyrus odoratus*), имевших белые цветки. В этом случае все растения F_1 имели окрашенные цветки, близкие по окраске к цветкам дикого сицилийского душистого горошка.

В F_2 , наряду с растениями, имеющими окрашенные цветки, были найдены также и растения с белыми цветками. При этом на 9 растений с окрашенными приходилось 7 растений с белыми.

Генетический анализ показал, что для образования антоциановых пигментов, обуславливающих окраску цветков у душистого горошка, необходимо одновременное присутствие генов C и R .

При рассматриваемом здесь скрещивании растений с белыми цветками одно из родительских растений имело генотип $CCrr$, а другое $ccRR$. Все растения F_1 имели генотип $CcRr$ и так как налицо были оба доминантных гена, то цветки у них были окрашенные. В F_2 окрашенные цветки были только у растений, имевших оба доминантные гена C и R (в гомозиготном или в гетерозиготном состоянии), а все растения, полностью лишенные одного из этих доминантных генов, имели белые цветки. Это и обусловило расщепление в соотношении 9 окрашенных: 7 белых (рис. 32).

Этот пример особенно интересен потому, что он хорошо объясняет одно из довольно загадочных явлений наследственности, известное под названием «атавизма» (неожиданное появление у некоторых организмов признаков их далеких предков).

Из истории селекции душистого горошка в Англии известно, что дикий душистый горошек, имеющий окрашенные цветки, впервые был завезен туда из Сицилии в 1699 г. Лет через 50 появились первые сведения о двухцветном красном и чисто-белых сортах душистого горошка, а в начале XIX в. имелся уже целый ряд новых белых сортов душистого горошка, которые вытеснили сорта с окрашенными цветками. Известно, что большинство новых сортов душистого горошка было получено не в результате постепенного отбора, а выделены как внезапно появившиеся стойкие мутации, заинтересовавшие садоводов своими декоративными свойствами.

		Белый CCpp			Белый ccPP	
	F_1		Пурпурный CcPp			
		СР	Ср	сР	ср	
		ССРР Пурпуро- вый	ССРр Пурпуро- вый	СсРР Пурпуро- вый	СсРр Пурпуро- вый	
	F_2	СР	ССРр Пурпуро- вый	ССрр Белый	СсРр Пурпуро- вый	Ссрр Белый
		сР	СсРР Пурпуро- вый	СсРр Пурпуро- вый	ссРР Белый	ссрр Белый
		ср	СсРр Пурпуро- вый	Ссрр Белый	ссРр Белый	ссрр Белый

Рис. 32. Расщепление по окраске цветков, обнаруженное в F_2 , полученном от скрещивания растений душистого горошка с белыми цветками (в соотношении 9 пурпуровых : 7 белых)

Таким образом, в рассматриваемом скрещивании у давно существующих и устойчивых белых сортов внезапно появился признак далекого предка — дикого душистого горошка Сицилии, имевшего окрашенные цветки.

При эпистазе (прикрытие) один из доминантных генов полностью подавляет действие другого, неallelоморфного доминантного гена, который в этом случае называется гипостатическим (отступающим) геном. Хорошим примером эпистазы могут служить некоторые случаи наследования окраски оперения у кур.

При скрещивании двух пород кур (леггорны и виандотты), имеющих белое оперение, гибриды F_1 имеют белое оперение с небольшими черными пятнышками. Скрещивание гибридов первого поколения между собой дает начало F_2 , в котором образуются как белые, так и окрашенные цыплята в соотношении 13 белых к 3 окрашенным.

Если обозначить два наследственных фактора, взаимодействие которых определяет окраску цыплят, буквами A — a и B — b , то этот случай может быть расшифрован следующим образом.

Так как при скрещивании с породами, имеющими окрашенное оперение, белые леггорны доминируют, то следует считать, что белый цвет зависит от наличия у них доминантного гена A , препятствующего образованию соответствующего пигмента. Напротив, белый цвет виандотов (при скрещивании с окрашенными породами) рецессивен, что говорит в пользу того, что у этой породы имеется рецессивный аллеломорф b , не способный обеспечить образование пигмента, и отсутствует доминантный аллеломорф B , определяющий образование пигмента, вызывающего окраску оперения у кур.

При этих условиях разбираемый случай эпистаза можно обозначить следующим образом:

P Белые (леггорны) $AABB \times$ Белые (Виандотты) $aabb$
 F_1 Белые $AaBb$
 F_2 9AB (белые):3Ab (белые):3aB (окрашенные):1ab (белые)

Таким образом, в F_2 цыплята, имеющие генотип AB , белые благодаря присутствию доминантного гена A , подавляющего окраску; цыплята с генотипом ab оказываются белыми из-за отсутствия доминантного гена B , необходимого для образования пигмента; генотип Ab обусловливает белый цвет как благодаря наличию доминантного гена A , так и из-за отсутствия доминантного гена B . И только цыплята с генотипом aB , лишенные доминантного гена, подавляющего окраску оперения, и в то же время заключающие доминантный ген B , необходимый для образования пигмента, имеют окрашенное оперение (рис. 33, I).

Третья форма взаимодействия неаллеломорфных генов — *полимерия* (греч. *polymereia* — многомерность) является наиболее важной формой взаимодействия генов, так как с нею связано выяснение такого трудного и важного вопроса, как наследование количественных признаков.

Как уже сказано, полимерией называется такое взаимодействие

вие неаллеломорфных наследственных факторов, которое обуславливает формирование одного и того же признака и вызывает примерно одинаковое изменение его при прибавлении одной дозы таких генов. Такие наследственные факторы называются полимерными, или множественными, генами (множественными факторами).

В качестве первого примера полимерии рассмотрим наследование формы плода у крестоцветного растения пастушья сумка (*Capsella bursa pastoris*).

У пастушьей сумки известны две разновидности, одна из которых имеет плоды (стручочки) треугольной формы, а другая — овальной.

Гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих разновидностей, имеют треугольные плоды. В F_1 идет расщепление по форме плодов в соотношении 15 растений с треугольными плодами к 1 растению с овальными. Если обозначить гены, принимающие участие в определении формы плодов, как A и B , и предположить, что для того, чтобы образовались плоды треугольной формы, достаточно хотя бы одного из доминантных генов A или B , то в результате такого скрещивания в F_2 будет расщепление в соотношении 15 : 1.

Растения с генотипами Ab и aB имеют треугольные плоды и только растения с генотипом ab образуют овальные и вследствие этого обычное дигибридное расщепление 9 : 3 : 3 : 1 видоизменяется в расщепление 15 : 1. Такое взаимодействие генов, по-видимому, следствие того, что для образования минимального количества специфического вещества, необходимого для образования треугольных плодов, достаточно одного из доминантных генов (A или B) в одинарном количестве и увеличенное количество этих генов (двойное, тройное и даже четырехкратное) уже ничего не может изменить в треугольной форме плода.

Характер наследования формы плодов у пастушьей сумки наиболее простой, но вместе с тем не очень типичный пример полимерии вследствие того, что форма плода относится к качественным признакам и дополнительные порции доминантных полимерных генов не могут оказывать никакого влияния на этот признак.

		P		F ₁		F ₂	
		Белый (Леггорн)		Белый (Виандтт)			
		II CC		ii cc			
		Белый	ii cc	Белый	ii cc		
		I C	I c	iC	ic		
IC		II CC Белый	II Cc Белый	ii CC Белый	ii Cc Белый		
Ic		II Cc Белый	II cc Белый	ii Cc Белый	ii cc Белый		
F ₂		iC	Ii CC Белый	Ii Cc Белый	ii CC Окрашен- ный	ii Cc Окрашен- ный	
		ic	II Cc Белый	II cc Белый	ii Cc Окрашен- ный	ii cc Белый	

Рис. 33. Расщепления окраски в соотношении 13 : 3 при скрещивании кур Леггорнов и Виандттов (пояснения в тексте)

Значительно более сложны и вместе с тем очень важны те случаи, где полимерные гены влияют на признаки, имеющие количественное выражение, и влияние каждой порции полимерных генов является примерно одинаковым. Примером такого взаимодействия полимерных генов может служить наследование окраски зерен в некоторых скрещиваниях у пшеницы.

У пшеницы известны два типа окраски зерен: белозерные формы, лишенные пигмента в оболочке зерна, и краснозерные, имеющие в оболочке зерна красный пигмент. Красная окраска доминирует над белым цветом зерен.

При скрещиваниях некоторых сортов с красными зернами с белозерными сортами расщепление в F_2 было резко различным в зависимости от того, какие сорта пшеницы были использованы для скрещиваний.

В одних комбинациях в F_2 расщепление шло в соотношении 3 краснозерных растения к 1 белозерному, характерном для моногибридных скрещиваний. В других комбинациях на 15 краснозерных растений приходилось одно белозерное, но в отличие от наследования формы плодов у пастушьей сумки интенсивность окраски у краснозерных растений варьировала в довольно широких пределах. Наряду с растениями, имевшими темно-красные зерна, были также растения со светло-красными и розовыми зернами.

Такие различия в окраске зерен — следствие полимерного (кумулятивного) действия двух пар неаллеломорфных генов. При этом количество красного пигмента в оболочках зерен (а в связи с этим и интенсивность красной окраски) зависит от количества «порций» доминантных полимерных генов в генотипах соответствующих растений.

Если обозначить доминантные гены красной окраски как A_1 и A_2 , а их рецессивные аллели, не содействующие образованию красного пигмента, как a_1 и a_2 , то растения с темно-красными зернами можно обозначить как $A_1A_1A_2A_2$, растения, имеющие просто красные зерна, как $A_1A_1A_2a_2$ или $A_1a_1A_2A_2$ (три порции доминантных генов), растения со светло-красными зернами как $A_1a_1A_2a_2$, $A_1A_1a_2a_2$ и т. д. (две порции доминантных генов), растения с розовыми зернами как $A_1a_1a_2a_2$ или $a_1a_1A_2a_2$ (одна порция доминантных генов) и, наконец, белозерные растения как $a_1a_1a_2a_2$ (чистый рецессив) (рис. 34).

Экспериментальная проверка ряда потомств, полученных путем самоопыления растений F_2 , имевших различную окраску зерен, полностью подтвердила это предположение, так как потомства растений с темно-красными зернами и потомства белозерных растений устойчиво сохраняли окраску исходных растений, в то время, как потомства растений с красными, светло-красными и розовыми зернами показывали расщепление в соотношении 15 красных к 1 белому или 3 красных к 1 белому, что хорошо соответствует предполагаемому генотипу этих растений.

Наконец, были обнаружены и такие сорта, при скрещивании

которых в F_2 шло расщепление по окраске зерен в соотношении 63 окрашенных к 1 белозерному, число различных вариантов окраски зерен было значительно больше, чем в скрещиваниях с расщеплением 15 : 1, а переходы между этими разновидностями были еще более плавными.

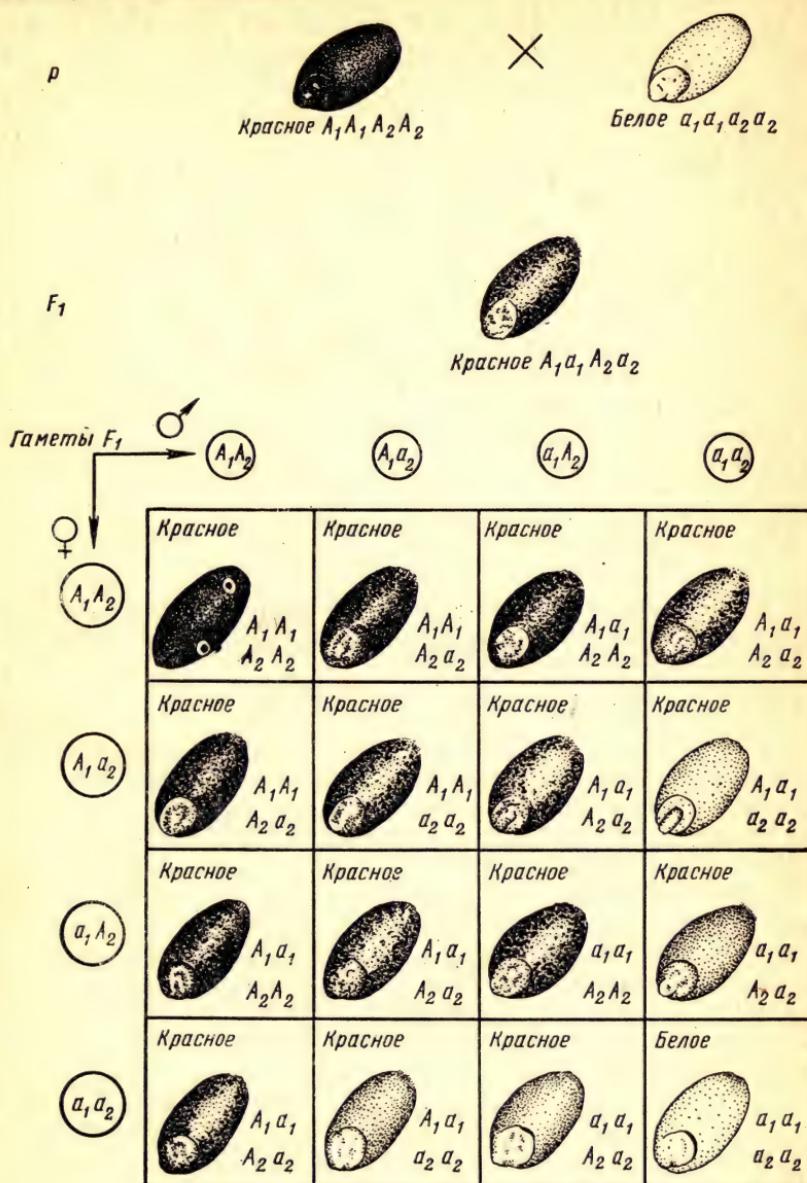


Рис. 34. Схема наследования окраски зерен у пшеницы при взаимодействии двух пар генов (полимерия) (по Нильссону-Эле) (пояснение в тексте)

Знаменитый шведский селекционер Нильссон-Эле (Nilsson-Ehle, 1909), который впервые открыл и подробно изучил явление полимерии у пшениц, в результате тщательных исследований показал, что в скрещиваниях с расщеплением 63:1 участвуют 3 пары полимерных генов.

Если эти три пары обозначить как A_1 и a_1 , A_2 и a_2 , A_3 и a_3 и принять, что краснозерный родитель гомозиготен по трем доминантным генам, обуславливающим образование красного пигмента, и имеет генотип $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$, а белозерный родитель гомозиготен по трем рецессивам $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$, то такие скрещивания можно изобразить так, как это сделано на рисунке 35. Экспериментальная проверка потомства от растений F_2 с различной окраской зерна, проведенная Нильссоном-Эле (Nilsson-Ehle, 1909), полностью подтвердила, что трактовка расщепления в этих семьях, графически показанная на рисунке 35, полностью соответствует реальной действительности.

Правильное понимание полимерной наследственности имеет очень большое значение для селекционеров, так как позволяет заранее определить, какое количество растений должно быть выражено в F_2 для того, чтобы полимерные рецессивные признаки не были утеряны и проявились у достаточно большого количества растений. Кроме того, такое понимание позволяет правильно решить вопрос, в каком поколении (F_2 , F_3 или F_4) выгоднее искать интересующие селекционера рецессивные признаки, зависящие от ряда полимерных генов.

Обоснованный Нильссоном-Эле принцип полимерной наследственности был использован Ю. А. Филипченко для объяснения наследования количественных признаков.

Наследование количественных признаков. Давно установлено, что при скрещивании форм, отличающихся друг от друга у растений: высотой, размерами листьев, длиной колосьев, урожайностью, у животных: размерами тела, яйценоскостью, молочностью и т. д., гибриды F_1 обычно являются промежуточными, а в F_2 невозможно четко разграничить различные категории потомства и имеются плавные переходы между крайними вариантами.

В связи с этим некоторые исследователи утверждали, что к количественным признакам законы Менделя совершенно неприменимы и наследование таких признаков совершается иначе, чем наследование качественных признаков (Кастль, например, считал, что гены, определяющие количественные признаки, очень неустойчивы, легко могут сами изменяться, вследствие чего меняется и выражение определяемых ими признаков).

Ю. А. Филипченко утверждал, что все своеобразие наследования количественных признаков зависит только от того, что они находятся под контролем не одной пары генов, а нескольких (многих) пар полимерных генов. Он стремился доказать это положение, изучая характер наследования количественных признаков у пшеницы.

В настоящее время сходство между характером наследования

$A_1 A_1 A_2 A_2 A_3 A_3$ ♀ \times ♂ $a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3$

F_1 $\textcircled{A}_1 a_1 A_2 a_2 A_3 a_3$

$\frac{\text{♀}}{\text{♂}}$	$A_1 A_2 A_3$							
$A_1 A_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 a_2 a_3$	$\textcircled{A}_1 A_2 a_3$	$\textcircled{A}_1 A_2 a_3$	$\textcircled{A}_1 A_2 a_3$
$A_1 A_2 a_3$		$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$						
$A_1 a_2 A_3$			$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$					
$a_1 A_2 A_3$				$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$				
$A_1 a_2 a_3$					$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 A_2 a_3$	$\textcircled{A}_1 a_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 a_2 a_3$
$a_1 A_2 a_3$						$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 a_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 a_2 a_3$
$a_1 a_2 A_3$							$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$	$\textcircled{A}_1 a_2 a_3$
$a_1 a_2 a_3$								$\textcircled{A}_1 A_2 A_3$

Рис. 35. Схема наследования окраски зерен у пшеницы при взаимодействии трех пар генов (пояснения в тексте)

признаков, определяемых полимерными генами, и характером наследования количественных признаков показано очень ясно и положение о том, что своеобразие наследования количественных признаков зависит от того, что такие признаки контролируются большим количеством полимерных генов, в общей форме получило всеобщее признание.

Точное выяснение различных случаев наследования количественных признаков — установление количества взаимодействующих полимерных генов, специфических особенностей этих генов и месторасположения их в хромосомах все еще связано с очень большими трудностями. Для изучения характера наследования количественных признаков широко используются специальные методы математического анализа, но и эти методы дают положительные результаты только в сравнительно простых случаях, когда количество взаимодействующих полимерных генов относительно невелико.

Обширные исследования в области изучения характера наследования количественных признаков проводятся английским исследователем К. Мазером и его последователями, которые предпочитают называть полимерные гены «полигенами» и считают, что их влияние очень слабое и становится отчетливо заметным только в тех случаях, когда полигены накапливаются в достаточном количестве и действие их аккумулируется. Они разработали специальные методы исследования и накопили ценный фактический материал о наследовании количественных признаков. Установлено существование различных типов полимерных генов: 1) гены, имеющие совершенно одинаковое влияние на признак, развитие которого они определяют; 2) влияющие на один и тот же признак, но имеющие количественно резко различное влияние (одни влияют сильнее, другие слабее); 3) расположенные в одной хромосоме, часто в непосредственной близости друг от друга; 4) расположенные в разных хромосомах.

Изучение характера наследования количественных признаков имеет очень большое практическое значение, так как многие хозяйствственно важные признаки у растений и животных имеют количественное выражение и наследуются как типичные количественные признаки.

Такой характер наследования признаков очень затрудняет селекционерам объединение путем рекомбинаций двух данных количественных признаков, по которым исходные формы отличаются друг от друга. В самом деле, если один признак материнского родителя (высокая урожайность) обусловлен 8 полимерными генами, а другой признак отцовского родителя (морозоустойчивость) зависит также от 8 полимерных генов, то для выведения нового сорта, столь же урожайного, как материнский родитель, и настолько же морозоустойчивого, как мужской родитель, и вместе с тем стойко сохраняющего эти положительные свойства, в нем нужно совместить в гомозиготном состоянии 16 желательных для селекционера генов (8 от материнского и 8 от отцовского родителя).

Осуществить такое сочетание очень трудно и вследствие этого селекционерам обычно приходится довольствоваться компромиссом, получая, скажем, сорта с урожайностью матери, но менее морозоустойчивые, чем их отцовский родитель, или столь же морозоустойчивые, как их отцовский родитель, но менее урожайные, чем материнский. Идеальное сочетание количественных признаков удается получить исключительно редко.

Вместе с тем при работе с количественными признаками усиление желательного свойства иногда удается получить даже при скрещивании форм, внешне не отличающихся друг от друга. Это связано с тем, что одинаковое выражение желательного свойства у одного родителя может зависеть от наличия одних положительно действующих полимерных генов, а тот же уровень этого свойства другого родителя зависит от сочетания других положительно действующих полимерных генов. Появление выщепенцев, превосходящих родителей, зависит от сочетания положительно действующих генов обоих родителей.

Если предположить, что все положительные гены доминантны и обозначить их большими буквами, этот процесс можно представить следующим образом:

P	$AABBccdd \times aabbCCDD$
F_1	$AaBbCcDd$
F_2	$AABBCcDD \quad aabbccdd$ положительная отрицательная трансгрессия трансгрессия

Это явление известно под названием *трансгрессии*. Правильное использование трансгрессии имеет решающее значение для успеха селекции, направленной на улучшение количественных признаков. Примером трансгрессии может служить расщепление по форме колоса в F_2 , полученном от скрещивания двух сортов пшеницы: с компактной и скверхедной формой колоса (рис. 36).

Плейотропия. При изучении действия многих генов было установлено, что каждый из них действует не на один, а на несколько разных признаков. Это явление получило название плейотропного действия генов (греч. *pleistos* — наибольший).

Первый пример плейотропии был описан еще Менделем, который установил, что растения гороха, имеющие пурпуровые цветки, кроме того, всегда имеют красные пятна в пазухах листьев и образуют семена, покрытые серой или бурой кожурой, и что все эти признаки зависят от действия одного наследственного фактора. Позднее у самых различных растений и животных было найдено большое число генов, которые влияют на целый ряд различных признаков. Так, например, Н. И. Вавилов и О. В. Якушкина при изучении генетических особенностей персидской пшеницы установили, что доминантный ген черной окраски всегда одновременно вызывает и сильное опушение чешуй.

В настоящее время установлено: плейотропное действие генов зависит от того, что действие белка-фермента отражается на вто-

ричных реакциях биосинтеза, которые, в свою очередь, влияют на формирование различных признаков и свойств организма. Такое взаимодействие биохимических реакций, вызываемых различными белками-ферментами, довольно часто имеет место в процессе индивидуального развития, но обычно определенный белок-фермент сильнее влияет на один из признаков и значительно слабее на другие.

В таких случаях говорят об основном и второстепенном действии плейотропного гена. Очень слабое второстепенное действие свойственно большинству генов, но чаще всего оно в течение длительного времени остается нераспознанным исследователями.

Фенокопии и норма реакции. При помощи внешних воздействий можно вызвать в клетках изменения, подобные возникшим под действием ферментов, образование которых обусловливает определенные гены.

У организмов, подвергнутых воздействиям внешних факторов, возникают изменения, подобные мутациям, но не передающиеся потомству. Это своеобразное явление известно под названием фенокопий. Под влиянием температурного шока, X -лучей, и различных химических соединений И. А. Рапортом были получены у *D. melanogaster* фенокопии почти всех мутаций, известных у этой мухи. Характер фенокопий в этих случаях зависел от стадии развития личинки, на которую произошло воздействие, природы действующего фактора, интенсивности и времени обработки и генетической конституции личинок, подвергавшихся обработке.



Рис. 36. Трансгрессивное расщепление после скрецивания двух сортов пшеницы (компактная и скверхедная) по Нильсону-Эле. У некоторых растений в F_2 определенные признаки выражены сильнее, чем у родительских особей

Интересные результаты были получены с курами. Путем инъекций в желточный мешок инсулина или сульфамида были получены фенокопии, выразившиеся в появлении различных уродств. Но эти уродства не появлялись, если вскоре после первой инъекции вводилось другое химическое соединение (никотинамид), подавляющее действие инсулина или сульфамида. Вероятно, что мутации, вызывающие аналогичные уродства, действуют на биосинтез аналогично инсулину и сульфамиду и что действие мутаций может быть устранено своевременным введением никотин-

амида. Из этого следует, что формирование фенотипических признаков, как правило, зависит от совокупного действия нескольких генов, осуществляющегося во взаимодействии с той внешней средой, в которой происходит развитие организма¹.

Существенное изменение таких фенотипических признаков может зависеть как от мутационного изменения одного из генов, так и от воздействия отдельных факторов внешней среды, обуславливающих ненаследственные изменения (фенокопии).

Инbredная депрессия и гетерозис. Существенное значение имеет рассмотрение причин депрессии, возникающей при принудительном самоопылении у растений-перекрестников и при скрещиваниях в близких степенях родства у животных и гетерозиса (гибридной мощности), имеющего место при скрещивании сравнительно далеких форм вообще и таких депрессированных самоопыляемых линий в частности.

Установлено, что у кукурузы в результате принудительного самоопыления ряда поколений при выведении самоопыленных линий каждое последующее поколение оказывается все более и более слабым и низкорослым. Но вместе с тем с каждым поколением растения становятся все более и более выравненными по признакам, которые характерны для данной самоопыленной линии. Такое прогрессирующее ослабление самоопыленных линий продолжается до тех пор, пока не будет достигнут инбредный минимум, который обычно имеет место примерно в десятом поколении. К этому времени популяция, если самоопыление проводится у многих растений, состоит из ряда ослабленных и очень однородных самоопыленных линий, которые резко отличаются друг от друга по совокупности характерных для них признаков и стойко сохраняют эти свои особенности в длинном ряду последовательных поколений.

Но инбредного минимума достигают далеко не все инбредные линии, так как многие из них еще задолго до достижения этого минимума настолько ослабляются, что дальнейшее получение потомства у них путем самоопыления становится невозможным.

При скрещивании таких самоопыленных линий, достигших инбредного минимума, между собой гибриды первого поколения всегда бывают очень однородны и имеют значительно более высокую мощность и урожайность, чем их родительские самоопыленные линии.

Степень гетерозиса в различных сочетаниях самоопыленных линий варьирует в очень широких пределах. При сочетании одних линий гибриды по мощности и урожайности хотя превосходят свои исходные самоопыленные линии, но значительно уступают исходному сорту. Считается, что самоопыленные линии, дающие при скрещивании со всеми другими самоопыленными линиями резко выраженный гетерозис, обладают высокой общей комбинационной ценностью. Вполне понятно, что чем больше получено и

¹ Такое реагирование известно под названием «норма реакции», т. е. это рамки модификационной изменчивости, ответ генотипа на изменение внешней среды.

изучено самоопыленных линий, тем выше оказывается комбинационная ценность лучших самоопыленных линий, выделяемых в результате такого изучения.

Однако однородность, высокую мощность и высокую урожайность имеют только гибриды первого поколения. Во втором и последующих поколениях как однородность, так и урожайность быстро падают и сходят на нет. Поэтому для полного использования гибридной мощности в производственных условиях семена лучших линейных гибридов F_1 каждый год приходится получать заново, что хлопотливо и стоит недешево. Однако, несмотря на все затруднения, промышленное использование линейных гибридов у кукурузы и некоторых других культурных растенийочно вошло в современное сельскохозяйственное производство как за рубежом, так и в СССР.

Несмотря на широкое использование линейных гибридов, среди ученых нет еще полного согласия о причинах, вызывающих инбридинговую депрессию и гетерозис.

В современной генетике для объяснения причин гетерозиса существуют две основные гипотезы — гипотеза доминирования и гипотеза сверхдоминирования.

Гипотеза доминирования объясняет депрессию при близкородственных скрещиваниях и принудительном самоопылении переходом в гомозиготное состояние вредных рецессивных генов, контролирующих уменьшение мощности и возникновение ряда уродств и наследственных заболеваний. Появление гетерозиса эта гипотеза объясняет накоплением домinantных генов, которые маскируют влияние вредных рецессивных генов.

Большое число точно установленных экспериментальных данных убедительно говорит в пользу этой гипотезы. Популяции животных и растений-перекрестников действительно насыщены рецессивными генами, контролирующими различные уродства и наследственные заболевания. Доказано, что при близкородственных скрещиваниях и в самоопыляемых линиях часто появляются различные уродства, зависящие от перехода в гомозиготное состояние рецессивных генов, контролирующих их появление.

Вместе с тем гипотеза доминирования сталкивается и с рядом существенных трудностей. Наиболее серьезное значение имеет вытекающее из основных положений этой гипотезы следствие о том, что гибридную мощность можно перевести в гомозиготное состояние. Этого, казалось бы, можно достичнуть, переведя в гомозиготное состояние все доминантные гены, контролирующие положительные признаки, и исключив все рецессивы, контролирующие различные летали и полулетали. Но, несмотря на многочисленные и настойчивые попытки, осуществить такой перевод доминантных генов, обусловливающих гетерозис гибридов, в гомозиготное состояние до сих пор никому еще не удалось.

Гипотеза сверхдоминирования поконится на утверждении, что гетерозиготы, как правило, обеспечивают большую мощность и жизнеспособность, чем каждая из входящих в нее аллелей (как

рецессивных, так и доминантных) в гомозиготном состоянии.

Ослабление инбредных линий эта гипотеза объясняет накоплением гомозигот как рецессивных, так и доминантных генов, так как все эти гены в гомозиготном состоянии ослабляют мощность и понижают урожайность. Гетерозис она объясняет накоплением генов, находящихся в гетерозиготном состоянии, которые содействуют увеличению мощности и повышению урожайности. Таким образом, эта гипотеза рассматривает гетерозис как прямое следствие гибридного (гетерозиготного) состояния как такового.

Сильной стороной гипотезы сверхдоминирования является то, что она хорошо объясняет неудачи всех попыток перевести гетерозис в гомозиготное состояние.

Весьма вероятно, что как гипотеза доминирования, так и гипотеза сверхдоминирования в известной мере соответствуют реальной действительности и отражают разные стороны такого сложного явления, как гетерозис.

ГЛАВА 6

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ГЕНОВ В ХРОМОСОМАХ

Третий закон Менделя — правило независимого наследования признаков имеет существенные ограничения.

В опытах самого Менделя и в первых опытах, проведенных после вторичного открытия законов Менделя, в изучение были включены гены, расположенные в разных хромосомах, и вследствие этого не было обнаружено никаких расхождений с третьим законом Менделя.

Несколько позднее найдены факты, противоречащие этому закону. Постепенное накопление и изучение их привело к установлению четвертого закона наследственности, получившего название закона Моргана (в честь американского генетика Томаса Гент Моргана, который первым сформулировал и обосновал его), или правила сцепления.

Притяжение и отталкивание. Впервые отклонение от правила независимого наследования признаков было замечено Бетсоном (Bateson) и Пеннеттом (Punnett) в 1906 г. при изучении характера наследования окраски цветков и формы пыльцы у душистого горошка. У душистого горошка фиолетовая окраска цветков (контролируемая геном *B*) доминирует над красной (зависящей от гена *b*), а продолговатая форма зрелой пыльцы («длинная пыльца»), связанная с наличием 3 пор, которую контролирует ген *L*, доминирует над «округлой» пыльцой с 2 порами, образование которой контролирует ген *l*.

При скрещивании пурпурового душистого горошка с длинной пыльцой и красного с округлой пыльцой все растения *F*₁ имеют пурпуровые цветки и длинную пыльцу.

В *F*₂ среди 6952 изученных растений было найдено 4831 растение с пурпуровыми цветками и длинной пыльцой, 390 с пурпур-

ровыми цветками и округлой пыльцой, 393 с красными цветками и длинной пыльцой, 1338 с красными цветками и круглой пыльцой.

Это соотношение хорошо соответствует расщеплению, которое ожидается в том случае, если при образовании гамет F_1 гены B и L встречаются в 7 раз чаще в тех сочетаниях, в которых они находились у родительских форм (BL и bl), чем в новых сочетаниях (Bl и bL) (табл. 2).

Таблица 2

Притяжение пурпурной окраски цветков и удлиненной формы пыльцы у душистого горошка

F_2	Пурпурный длинный	Пурпурный круглый	Красный длинный	Красный круглый	Всего
Фактическая численность . . .	4831	390	393	1338	6952
Ожидаемая численность . . .	3910,5	1308,5	1303,5	434,4	6952
Ожидаемое отношение . . .	9/16	3/16	3/16	1/16	1

Создается впечатление, что гены B и L , а также b и l притягиваются друг к другу и только с трудом могут быть отделены один от другого. Такое поведение генов было названо притяжением генов. Предположение о том, что гаметы с генами B и L в таких сочетаниях, в каких они были представлены у родительских форм, встречаются в 7 раз чаще, чем гаметы с новым сочетанием (в данном случае Bl и bL), получило прямое подтверждение в результатах так называемых анализирующих скрещиваний.

При скрещивании гибридов F_1 (генотип $BbLl$) с рецессивным родителем ($bbll$) было получено расщепление: 50 растений с пурпуровыми цветками и длинной пыльцой, 7 растений с пурпуровыми цветками и округлой пыльцой, 8 растений с красными цветками и длинной пыльцой и 47 растений с красными цветками и округлой пыльцой, что очень хорошо соответствует ожидаемому соотношению: 7 гамет со старыми сочетаниями генов к 1 гамете с новыми сочетаниями.

В тех скрещиваниях, где один из родителей имел генотип $BBll$, а второй — генотип $bbLL$, расщепление в F_2 имело совсем другой характер. В одном из таких скрещиваний в F_2 было найдено 226 растений с пурпуровыми цветками и длинной пыльцой, 95 с пурпуровыми цветками и округлой пыльцой, 97 с красными цветками и длинной пыльцой и одно растение с красными цветками и округлой пыльцой. В этом случае создается впечатление, что гены B и L отталкиваются друг от друга. Такое поведение наследственных факторов было названо отталкиванием генов.

Так как притяжение и отталкивание генов встречалось очень редко, то оно считалось какой-то аномалией и своеобразным генетическим курьезом.

Несколько позднее у душистого горошка было обнаружено еще несколько случаев притяжения и отталкивания (форма цветка и окраска листовой пазухи, окраска цветка и форма паруса цветка и некоторые другие пары признаков), но это не изменило общей оценки явления притяжения и отталкивания как аномалии.

Однако оценка этого явления резко изменилась после того, как в 1910—1911 гг. Томас Гент Морган и его ученики обнаружили многочисленные случаи притяжения и отталкивания у плодовой мушки *Drosophila melanogaster*, которая является очень благоприятным объектом для генетических исследований: культивирование ее стоит дешево и может осуществляться в лабораторных условиях в очень широких масштабах, срок жизни невелик и за один год можно получить несколько десятков поколений, контролируемые скрещивания легко осуществимы, имеется всего 4 пары хромосом, в том числе пара хорошо отличимых друг от друга половых.

Благодаря этому Морган и его сотрудники довольно скоро обнаружили большое количество мутаций наследственных факторов, определяющих хорошо заметные и удобные для изучения признаки, и смогли провести многочисленные скрещивания для изучения характера наследования этих признаков. При этом выяснилось, что многие гены у *D. melanogaster* наследуются не независимо друг от друга, а взаимно притягиваются или отталкиваются, причем гены, показывающие такое взаимодействие, оказалось возможным подразделить на несколько групп, в пределах которых все гены показывали более или менее сильно выраженное взаимное притяжение или отталкивание.

На основании анализа результатов этих исследований Т. Г. Морган высказал предположение, что притяжение имеет место между неallelоморфными генами, расположенными в одной хромосоме, и сохраняется до тех пор, пока эти гены не будут отделены друг от друга в результате разрыва хромосом во время редукционного деления, а отталкивание имеет место в тех случаях, когда изучаемые гены расположены в разных хромосомах одной и той же пары гомологичных хромосом (рис. 37).

Отсюда следует, что притяжение и отталкивание генов — различные стороны одного процесса, материальной основой которого является различное расположение генов в хромосомах. Поэтому Морган предложил отказаться от двух отдельных понятий «притяжение» и «отталкивание» генов и заменить его одним общим понятием *цепление генов*, считая, что оно зависит от расположения их в пределах одной хромосомы в линейном порядке.

Хромосомная теория наследственности. В 1911 г. в статье «Свободное расщепление в противоположность притяжению в менделевской наследственности» Морган писал: «Вместо свободного расщепления в менделевском смысле мы нашли «ассоциацию факторов», локализованных в хромосомах близко друг от друга. Цитология дала механизм, требуемый экспериментальными данными».

В этих словах кратко сформулированы основные положения хромосомной теории наследственности, разработанной Т. Г. Морганом. При дальнейшем изучении сцепления генов вскоре было установлено, что число групп сцепления у *D. melanogaster* (4 группы) соответствует гаплоидному числу хромосом у этой мухи и все достаточно подробно изученные гены были распределены по этим 4 группам сцепления.

Первоначально взаимное расположение генов в пределах хромосомы оставалось неизвестным, но позднее была разработана методика для определения порядка расположения генов, входящих в одну группу сцепления, основанная на количественном определении силы сцепления между этими генами.

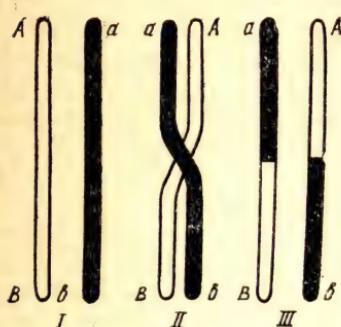


Рис. 37. Схема обмена участками между двумя гомологичными хромосомами. Исходные хромосомы AB и ab (I). Хромосомы разрываются в месте контакта (II) и участки их воссоединяются в ином сочетании; в результате образуются две новые хромосомы (III), содержащие участки от двух исходных хромосом

Количественное определение силы сцепления генов основано на следующих теоретических предпосылках. Если два гена A и B у диплоидного организма расположены в одной хромосоме, а в гомологичной ей другой хромосоме расположены рецессивные аллеломорфы этих генов a и b , то отделившись друг от друга и вступив в новые сочетания со своими рецессивными аллеломорфами гены A и B могут только в том случае, если хромосома, в которой они расположены, будет разорвана на участке между этими генами и в месте разрыва произойдет соединение между участками этой хромосомы и ее гомолога.

Такие разрывы и новые сочетания участков хромосом действительно происходят при конъюгации гомологичных

хромосом во время редукционного деления (см. гл. 4). Но при этом обмены участками обычно происходят не между всеми 4 хроматидами, из которых состоят хромосомы бивалентов, а только между двумя из этих 4 хроматид. Поэтому хромосомы, образующиеся в результате I деления мейоза, при таких обменах состоят из двух неодинаковых хроматид — неизмененной и реконструированной в результате обмена. Во II делении мейоза эти неодинаковые хроматиды расходятся к противоположным полюсам и благодаря этому гаплоидные клетки, возникающие в результате редукционного деления (споры или гаметы), получают хромосомы, состоящие из одинаковых хроматид, но при этом только половине гаплоидных клеток достаются реконструированные хромосомы, а вторая половина получает неизмененные (рис. 38).

Такой обмен участками хромосом называется кроссинговером. При прочих равных условиях кроссинговер между двумя генами,

расположенными в одной хромосоме, происходит тем реже, чем ближе друг к другу они расположены. Частота кроссинговера между генами пропорциональна расстоянию между ними.

Определение частоты кроссинговера обычно производится при помощи так называемых анализирующих скрещиваний (скрещивание гибридов F_1 с рецессивным родителем), хотя для этой цели можно использовать и F_2 , получаемое от самоопыления гибридов F_1 или скрещивания гибридов F_1 между собой.

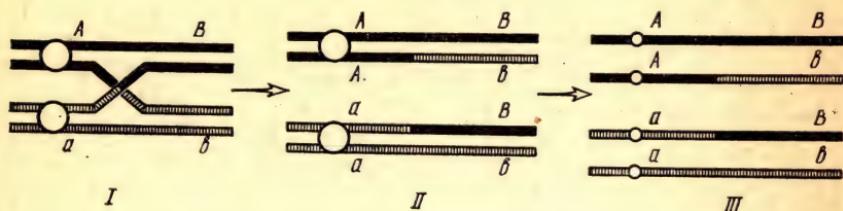


Рис. 38. Кроссинговер двух гомологичных хромосом, приводящий к обмену соответствующими сегментами у двух хроматид этих хромосом. I — обмен сегментами двух хроматид; II — хромосомы, состоящие из неодинаковых хроматид — $ABAa$ и $avaB$; III — разделение хроматид, дающих начало нерекомбинированным (AB и ab) и рекомбинированным хромосомам (Aa и aB)

Рассмотрим такое определение частоты кроссинговера на примере определения силы сцепления между генами C и S у кукурузы. Ген C определяет образование окрашенного эндосперма (окрашенных семян), а его рецессивный аллеломорф c обусловливает неокрашенный эндосперм. Ген S вызывает образование гладкого эндосперма, а его рецессивный аллеломорф s определяет образование морщинистого эндосперма. Гены C и S расположены в одной хромосоме и довольно сильно сцеплены друг с другом. В одном из опытов, проведенных для количественного определения силы сцепления этих генов, были получены следующие результаты.

Растение с окрашенными гладкими семенами, гомозиготное по генам C и S и имевшее генотип $CCSS$ (доминантный родитель), было скрещено с растением с неокрашенными морщинистыми семенами с генотипом $ccss$ (рецессивный родитель). Гибриды F_1 были вновь скрещены с рецессивным родителем (анализирующее скрещивание). Таким образом было получено 8368 семян F_2 , у которых по окраске и морщинистости было обнаружено следующее расщепление: 4032 окрашенных гладких семян; 149 окрашенных морщинистых; 152 неокрашенных гладких; 4035 неокрашенных морщинистых.

Если бы при образовании макро- и микроспор у гибридов F_1 гены C и S распределялись независимо друг от друга, то в анализирующем скрещивании все эти четыре группы семян должны были бы быть представлены в одинаковом количестве. Но этого

нет, так как гены *C* и *S* расположены в одной хромосоме, сцеплены друг с другом и вследствие этого споры с рекомбинированными хромосомами, заключающими гены *Cs* и *cS*, образуются только

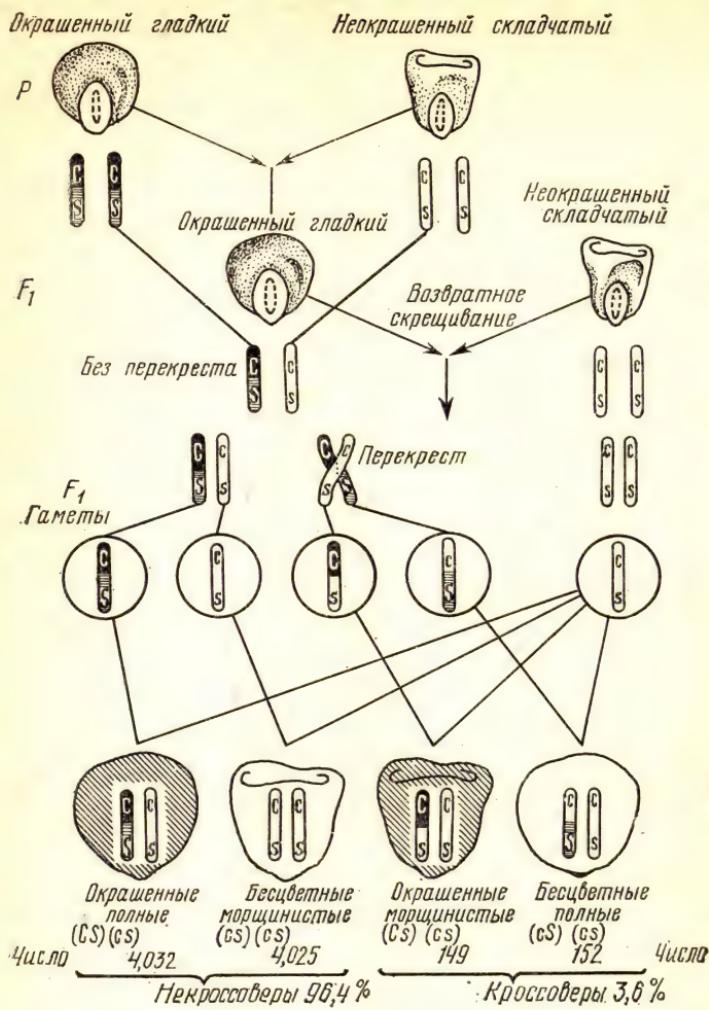


Рис. 39. Схема, показывающая наследование хромосом, содержащих сцепленные гены у кукурузы (по Гетчинсону). Указано наследственное поведение генов окрашенного (*c*) и бесцветного (*c*) аллера, полного (*S*) и морщинистого (*s*) эндосперма, а также несущих эти гены хромосом при скрещивании двух чистых типов между собой и при возвратном скрещивании *F*₁ с двойным рецессивом

при наличии кроссинговера между генами *C* и *S*, что имеет место сравнительно редко. Схематически результаты этого скрещивания представлены на рисунке 39.

Процент кроссинговера между генами *C* и *S* можно вычислить по формуле:

$$x = \frac{a+b}{n} \cdot 100\%,$$

где *a* — количество кроссинговерных зерен одного класса (зерен с генотипом *Cscs*, происходящих от соединения гамет *Cs* гибрида *F*₁ с гаметами *cs* рецессивного родителя); *b* — количество кроссинговерных зерен второго класса (*cScs*); *n* — общее число зерен, полученных в результате анализирующего скрещивания.

Подставляя количество зерен различных классов, полученное в этом опыте, в формулу, получаем:

$$x = \frac{a+b}{n} \cdot 100\% = \frac{149+152}{8368} \cdot 100\% = 3,6\%.$$

Расстояние между генами в группах сцепления обычно выражается в процентах кроссинговера или в морганидах (морганида — единица, выражающая силу сцепления, названная по предложению А. С. Серебровского в честь Т. Г. Моргана, равна 1% кроссинговера). В данном случае можно сказать, что ген *C* находится в расстоянии 3,6 морганид от гена *S*.

Теперь можно определить при помощи этой формулы расстояние между *B* и *L* у душистого горошка. Подставляя числа, полученные при анализирующем скрещивании и приведенные выше, в формулу, получаем:

$$x = \frac{a+b}{n} \cdot 100\% = \frac{7+8}{112} \cdot 100\% = 11,6\%.$$

У душистого горошка гены *B* и *L* находятся в одной хромосоме на расстоянии 11,6 морганид друг от друга.

Таким же путем Т. Г. Морган и его ученики определили процент кроссинговера между многими генами, входящими в одну и ту же группу сцепления, для всех четырех групп сцепления *D. melanogaster*. При этом выяснилось, что процент кроссинговера (или расстояние в морганидах) между различными генами, входящими в состав одной группы сцепления, оказался резко различным. Наряду с генами, между которыми кроссинговер происходил очень редко (около 0,1%), имелись и такие гены, между которыми совсем не было обнаружено сцепления, что говорило о том, что одни гены расположены очень близко друг от друга, а другие — очень далеко.

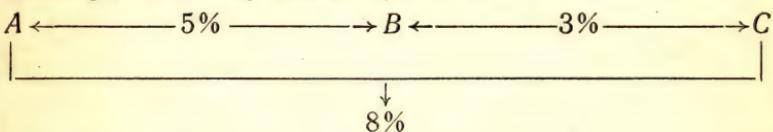
Определение взаимного расположения генов. Чтобы выяснить взаимное расположение генов, было предположено, что в хромосомах гены расположены в линейном порядке и что истинное расстояние между двумя генами пропорционально частоте кроссинговера между ними. Эти предположения открыли возможность для определения взаимного расположения генов в пределах групп сцепления.

Предположим, известны расстояния (% кроссинговера) между тремя генами A , B и C и что они равны 5% между генами A и B , 3% между B и C и 8% между генами A и C .

Допустим, что ген B расположен справа от гена A . Посмотрим, в которую сторону от гена B при этом должен быть расположен ген C .

Предположим сначала, что ген C расположен слева от гена B . В этом случае расстояние между генами A и C должно быть равно разности расстояний между генами $A-B$ и $B-C$, т. е. $5\%-3\% = 2\%$. Но в действительности расстояние между генами A и C совсем другое и равно 8%. Следовательно, предположение неправильно.

Предположим теперь, что ген C расположен справа от гена B . В этом случае расстояние между генами A и C должно быть равно сумме расстояний между генами $A-B$ и генами $B-C$, т. е. $5\% + 3\% = 8\%$, что полностью соответствует расстоянию, установленному опытным путем. Следовательно, это предположение правильно и расположение генов A , B и C в хромосоме схематически можно изобразить следующим образом



После того, как было установлено взаимное расположение 3 генов, расположение четвертого гена по отношению к этим трем можно определить, зная его расстояние только от 2 из этих генов. Предположим, известно расстояние гена D от двух генов — B и C из числа 3 вышерассмотренных генов A , B и C и что оно равно 2% между генами C и D и 5% между генами B и D . Попытка поместить ген D слева от гена C оказывается неудачной из-за явного несоответствия разности расстояний между генами $B-C$ и генами $C-D$ ($3\%-2\% = 1\%$) заданному расстоянию между генами B и D (5%). И, напротив, размещение гена D справа от гена C дает полное соответствие между суммой расстояний между генами $B-C$ и генами $C-D$ ($3\% + 2\% = 5\%$) заданному расстоянию между генами B и D (5%).

После того как расположение гена D относительно генов B и C установлено, без дополнительных опытов можно высчитать и расстояние между генами A и D , так как оно должно быть равно сумме расстояний между генами $A-B$ и генами $B-D$ ($5\% + 5\% = 10\%$). При изучении сцепления между генами, входящими в одну группу сцепления, неоднократно была проведена опытная проверка расстояний между ними, предварительно вычисленных таким путем, как это сделано выше для генов A и D , и во всех случаях было получено очень хорошее соответствие.

Вполне понятно, что если известно взаимное расположение 4 генов, скажем A , B , C , D , то «привязать» к ним пятый ген можно, если известны расстояния между геном E и какими-то двумя

из этих 4 генов, причем расстояние между геном *E* и двумя остальными генами четверки могут быть вычислены так же, как это было сделано для генов *A* и *D* в предыдущем примере.

Составление карт групп сцепления. Путем постепенного привязывания все новых и новых генов к исходной тройке или четверке сцепленных генов, для которых ранее было установлено их взаимное расположение, были составлены карты групп сцепления.

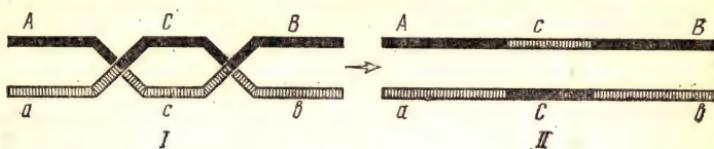


Рис. 40. Схема двойного кроссинговера в одной паре хроматид между генами *A* и *B* и генами *B* и *C*. *I* — момент кроссинговера; *II* — рекомбинированные хроматиды *A* с *B* и *a* с *b*

При составлении карт групп сцепления важно учитывать ряд особенностей. У бивалента может возникнуть не одна, а две, три и даже еще больше хиазмы и связанных с хиазмами кроссоверов. Если гены расположены очень близко друг к другу, то вероятность того, что на хромосоме между такими генами возникнут две хиазмы и произойдут два обмена нитями (два кроссовера), ничтожно мала. Если гены расположены сравнительно далеко друг от друга, вероятность двойного кроссинговера на участке хромосомы между этими генами у одной и той же пары хроматид значительно увеличивается. А между тем второй кроссовер в той же паре хроматид между изучаемыми генами, по сути дела, аннулирует первый кроссовер и устраниет обмен этими генами между гомологичными хромосомами. Поэтому количество кроссоверных гамет уменьшается и создается впечатление, что эти гены расположены ближе друг к другу, чем это есть на самом деле (рис. 40).

При этом, чем дальше расположены друг от друга изучаемые гены, тем чаще между ними происходит двойной кроссинговер и тем больше оказывается искажение истинного расстояния между этими генами, вызываемое двойными кроссинговерами.

Больше того, если расстояние между изучаемыми генами превосходит 50 морганид, то обнаружить сцепление между ними путем непосредственного определения количества кроссоверных гамет вообще невозможно. У них, как и у генов в негомологичных хромосомах, не сцепленных друг с другом, при анализирующем скрещивании только 50% гамет заключают сочетания генов, отличных от тех, которые имелись у гибридов *F*₁.

Поэтому при составлении карт групп сцепления расстояния между далеко расположенными генами определяются не путем непосредственного определения количества кроссоверных гамет в анализирующих скрещиваниях, включающих эти гены, а путем сложения расстояний между многими близко расположенными друг от друга генами, находящимися между ними.

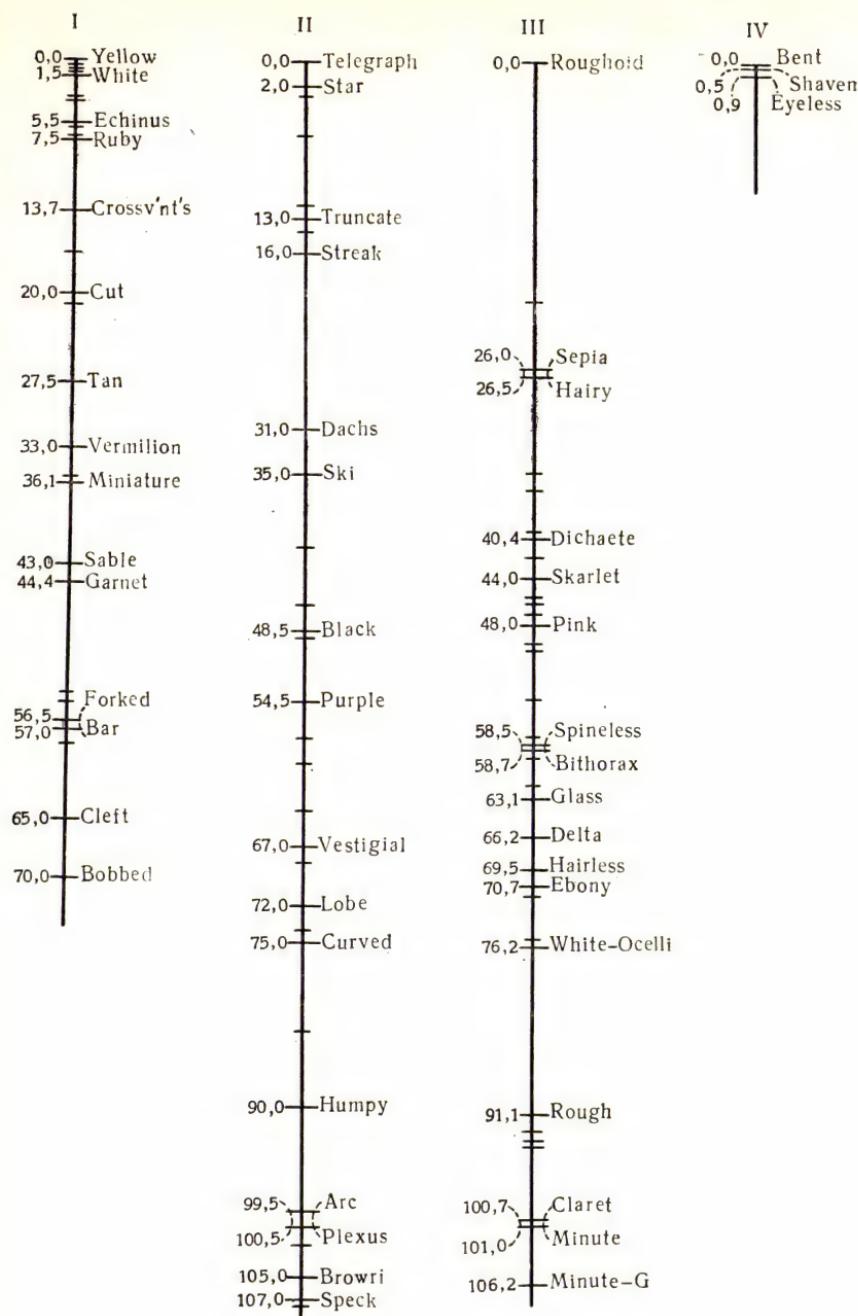


Рис. 41. Группы спеления *Drosophila melanogaster* (по Синоту и Денну)
(пояснения в тексте)

Такой способ составления карт групп сцепления позволяет точнее определить расстояние между сравнительно далеко (не более 50 морганид) расположеными генами и выявить сцепление между ними, если расстояние больше 50 морганид. В этом случае сцепление между далеко расположенными генами было установлено благодаря тому, что они сцеплены с промежуточно расположенными генами, которые в свою очередь сцеплены между собой.

Так, для генов, находящихся на противоположных концах II и III хромосом *D. melanogaster* на расстоянии друг от друга более 100 морганид, установить факт их расположения в одной и той же группе сцепления оказалось возможным благодаря выявлению их сцепления с промежуточными генами и сцепления этих промежуточных генов между собой.

Расстояние между далеко расположенными генами определены путем сложения расстояний между многими промежуточными генами и только благодаря этому они установлены сравнительно точно.

У организмов, пол которых контролируется половыми хромосомами, кроссинговер происходит только у гомогаметного пола и отсутствует у гетерогаметного. Так, у *D. melanogaster* кроссинговер происходит только у самок и отсутствует (точнее происходит в тысячу раз реже) у самцов. В связи с этим гены самцов этой мухи, расположенные в одной хромосоме, показывают полное сцепление независимо от их расстояния друг от друга, что облегчает выявление их расположения в одной группе сцепления, но делает невозможным определение расстояния между ними.

Рассмотрим теперь четыре группы сцепления, установленные у *D. melanogaster* (рис. 41). Одна из этих групп имеет длину около 70 морганид и гены, входящие в эту группу сцепления, явно связаны с наследованием пола. Поэтому можно считать несомненным, что гены, входящие в эту группу сцепления, расположены в половой *X*-хромосоме (в I паре хромосом).

Другая группа сцепления очень мала и длина ее равна всего 3 морганидам. Не вызывает сомнений, что гены, входящие в эту группу сцепления, расположены в микрохромосомах (IV пара хромосом). Но две остальные группы сцепления имеют примерно одинаковую величину (107,5 морганиды и 106,2 морганиды) и решить, какой из пар аутосом (II и III пары хромосом) каждая из этих групп сцепления соответствует, довольно трудно.

Хромосомные aberrации и локализация генов в хромосомах. Для решения вопроса о расположении групп сцепления в больших аутосомах пришлось использовать цитогенетическое изучение ряда перестроек хромосом (см. стр. 103). Таким путем удалось установить, что немногая большая группа сцепления (107,5 морганиды) соответствует II паре хромосом, а несколько меньшая группа сцепления (106,2 морганиды) расположена в III паре хромосом.

Благодаря этому было установлено, каким хромосомам соответствует каждая из групп сцепления *D. melanogaster*. Но и после

этого оставалось неизвестным, каким образом группы сцепления генов располагаются в соответствующих им хромосомах. Располагается ли, например, правый конец первой группы сцепления у *D. melanogaster* вблизи кинетической перетяжки *X*-хромосомы или на противоположном конце этой хромосомы? То же относится и ко всем остальным группам сцепления.

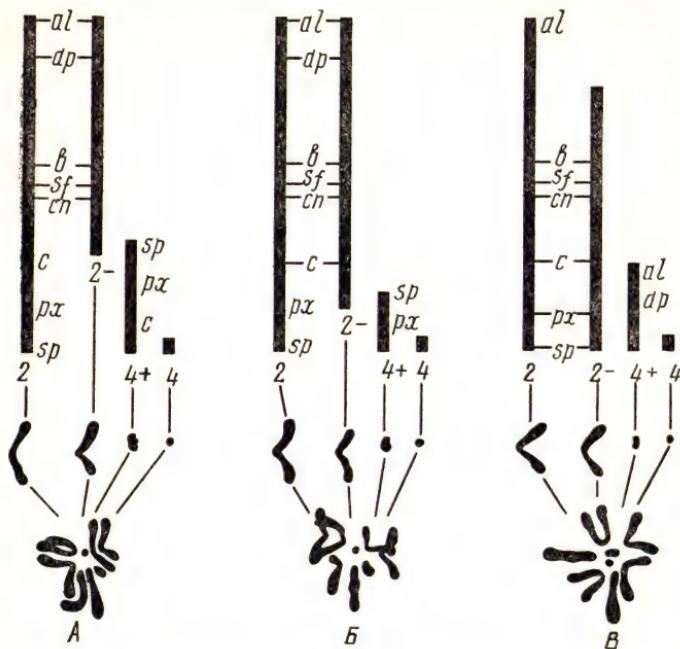


Рис. 42. Транслокация участков с хромосомы 2 на хромосому 4 (по Моргану). В верхней части рисунка показаны группы сцепления, на средней — соответствующие этим группам сцепления хромосомы и внизу — метафазные пластиинки соматического митоза. Цифры обозначают номера групп сцепления и хромосом. А и Б — «нижняя» часть хромосомы переместилась в хромосому 4; В — «верхняя» часть хромосомы 2 переместилась в хромосому 4. Генетические карты и пластиинки хромосом гетерозиготны по транслокациям

Открытым оставался и вопрос о том, в какой мере расстояния между генами, выраженные в морганидах (в % кроссинговера), соответствуют истинным физическим расстояниям между ними в хромосомах.

Чтобы выяснить все это, нужно было, по крайней мере для некоторых генов, установить не только взаимное расположение в группах сцепления, но и их физическое положение в соответствующих хромосомах.

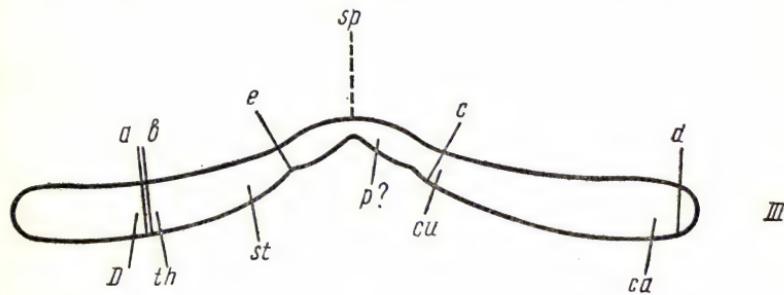
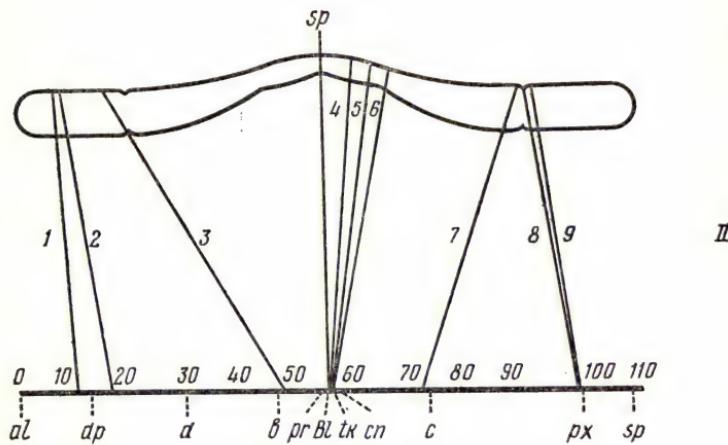
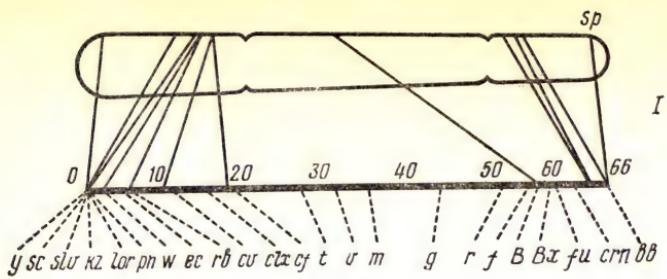


Рис. 43. Сравнение «генетических карт» I, II и III хромосом *Drosophila melanogaster* с «цитологическими картами» этих хромосом в метафазе на основе данных по транслокациям. Sp — место прикрепления нитей веретена. Остальными буквами обозначены различные гены (по Левитскому)

Осуществить это оказалось возможным только после того, как в результате совместных исследований генетика Г. Меллера (Muller, 1928) и цитолога Г. Пайнтера (Painter, 1934) было установлено, что под влиянием X-лучей у *D. melanogaster* (как и у всех живых организмов) происходит перенос (транслокация) участков одной хромосомы на другую. При переносе определенного участка одной хромосомы на другую все гены, расположенные в этом участке, утрачивают сцепление с генами, расположенными в остальной части хромосомы-донора, и приобретают сцепление с генами в хромосоме-реципиенте. (Позднее было установлено, что при таких перестройках хромосом происходит не просто перенос участка с одной хромосомы на другую, а взаимный, реципрокный, перенос участка первой хромосомы на вторую, а с нее на место отделенного участка в первой переносится участок второй хромосомы.)

В тех случаях, когда разрыв хромосомы при отделении участка, переносимого на другую хромосому, происходит между двумя генами, расположенными близко друг от друга, место этого разрыва может быть определено довольно точно как на карте группы сцепления, так и на хромосоме. На карте сцепления место разрыва находится на участке между крайними генами, из которых один остается в прежней группе сцепления, а другой включается в новую. На хромосоме место разрыва определяется путем цитологических наблюдений по уменьшению размеров хромосомы-донора и по увеличению — хромосомы-реципиента.

На рисунке 42 изображены три транслокации с хромосомы II на микрохромосому (хромосома IV). При первой транслокации сравнительно большой участок «нижней» части хромосомы II отделен и перенесен на микрохромосому. На карте сцепления видно, что разрыв произошел между генами *c* и *sp* и что все гены ниже гена *sp*, начиная с *e*, утратили связь с остальными генами II группы сцепления и приобрели связь с IV группой сцепления. На цитологических препаратах видно, что одна из хромосом II значительно уменьшена и одна из хромосом IV сильно увеличена (см. рис. 42, А).

При второй транслокации перенесен несколько меньший участок хромосомы II (разрыв произошел между генами *rh* и *C*), а при третьей — отделен сравнительно большой участок «верхнего» конца хромосомы II (разрыв произошел между генами *dp* и *b*) (см. рис. 42, Б и В).

Цитологические карты хромосом. В результате изучения большого количества различных транслокаций, проведенного многими генетиками, были составлены так называемые цитологические карты хромосом. На хромосомы нанесены места расположения всех изученных разрывов и благодаря этому установлено для каждого разрыва расположение двух соседних генов справа и слева от разрыва.

Цитологические карты хромосом прежде всего позволили установить, каким концам хромосом соответствуют «правый» и «ле-

вый» концы соответствующих групп сцепления (способ такого определения можно видеть и на примере трех транслокаций с хромосомы II на хромосому IV, приведенных на рисунке 42).

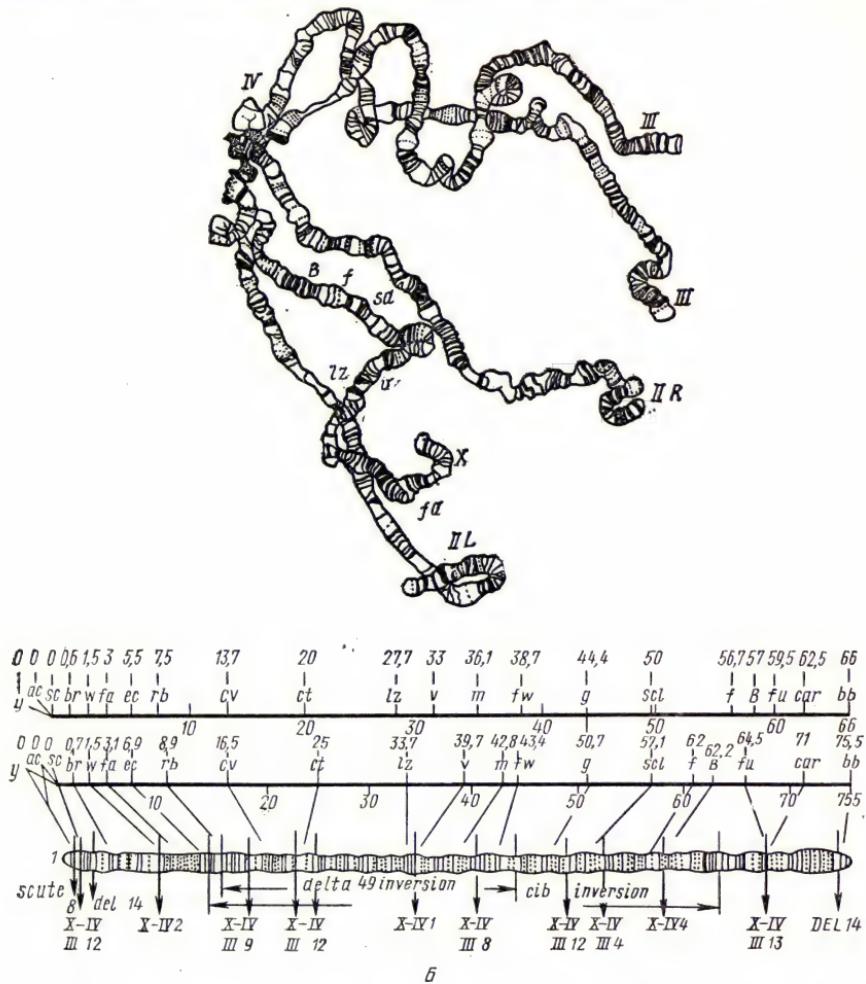


Рис. 44. Сопоставление «генетической карты», «цитологической карты» соматических хромосом и «цитологической карты» гигантских хромосом для X-хромосомы *Drosophila melanogaster*. А — гигантские хромосомы; Б — карты хромосом: вверху — генетическая карта X-хромосомы *D. melanogaster* (соматические хромосомы), в середине — «цитологическая карта» X-хромосомы, внизу — полосатая X-хромосома слюнных желез (с указанием расположения на ней некоторых генов) (по Моргану)

Сопоставление «цитологических карт хромосом с «генетическими» (группами сцепления) дает существенный материал и для выяснения соотношения расстояний между соседними генами, выра-

женными в морганидах, и физическими расстояниями между теми же генами в хромосомах при изучении этих хромосом под микроскопом.

На рисунке 43 приведено такое сопоставление «цитологических» и «генетических» карт для I, II и III хромосом *D. melanogaster*. При внимательном рассмотрении рисунка видно, что порядок взаимного расположения генов на «цитологических» и «генетических» картах трех хромосом совершенно одинаков, но относительные расстояния между генами на тех и других картах различаются довольно сильно. Гены, расположенные вблизи кинетических перетяжек, на «генетических» картах хромосом расположены значительно ближе друг к другу, чем на «цитологических» и, напротив, гены, расположенные далеко от кинетических перетяжек, на «генетических» картах хромосом расположены значительно ближе друг к другу, чем на «цитологических». Причина этого — редкий кроссинговер на участках хромосом, расположенных вблизи кинетических перетяжек.

Несколько позднее было выполнено тройное сопоставление расположения генов на «генетических картах» сцепления, «цитологических картах» обычных соматических хромосом и «цитологических картах» гигантских хромосом слюнных желез.

Такое тройное сопоставление для хромосомы I (половые X-хромосомы) приведено на рисунке 44, где видно, что последовательность расположения генов полностью совпадает на всех трех картах и что относительные расстояния между генами на «цитологических» картах соматических и гигантских хромосом хотя и не полностью совпадают, но довольно хорошо соответствуют друг другу.

Группы сцепления у различных организмов. Кроме *D. melanogaster*, довольно подробные «генетические карты» групп сцепления были составлены и для некоторых других видов рода *Drosophila*. При этом оказалось, что у всех достаточно подробно изученных видов число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом. Так, у *D. willistoni*, имеющей три пары хромосом, обнаружено 3 группы сцепления, у *D. pseudoobscura* с пятью парами хромосом — 5, а у *D. virilis*, обладающей шестью парами хромосом, — 6 групп сцепления.

Среди позвоночных животных лучше других изучена домовая мышь (*Mus musculus*), у которой уже установлено 18 групп сцепления, в то время как пар хромосом 20. У человека, имеющего 23 пары хромосом, известно 14 групп сцепления. У курицы с 39 парами хромосом всего 8 групп сцепления. Несомненно, что при дальнейшем генетическом изучении этих объектов число выявленных групп сцепления у них увеличится и, вероятно, будет соответствовать числу пар хромосом.

Среди высших растений генетически наиболее изучена кукуруза (*Zea mays*). У нее 10 пар хромосом и обнаружено 10 довольно больших групп сцепления. При помощи экспериментально полученных транслокаций и некоторых других хромосомных aberrаций все эти группы сцепления приурочены к строго определен-

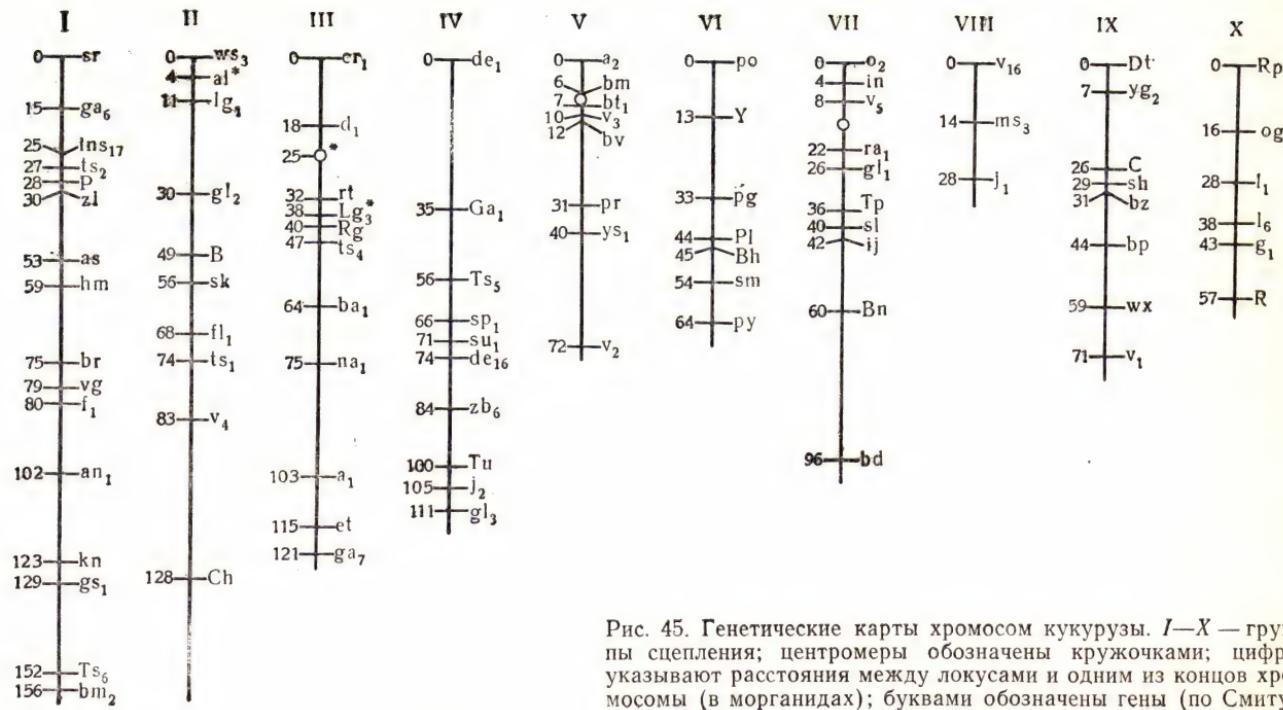


Рис. 45. Генетические карты хромосом кукурузы. I—X — группы сцепления; центромеры обозначены кружочками; цифры указывают расстояния между локусами и одним из концов хромосомы (в морганидах); буквами обозначены гены (по Смиту) (пояснение в тексте)

ным хромосомам. В пределах соответствующих хромосом для многих генов установлено их физическое расстояние друг от друга, а расположение групп сцепления ориентировано относительно концов хромосом и кинетических перетяжек. На рисунке 45 изображены 10 «генетических» карт групп сцепления кукурузы, соответствующих 10 парам хромосом этого растения.

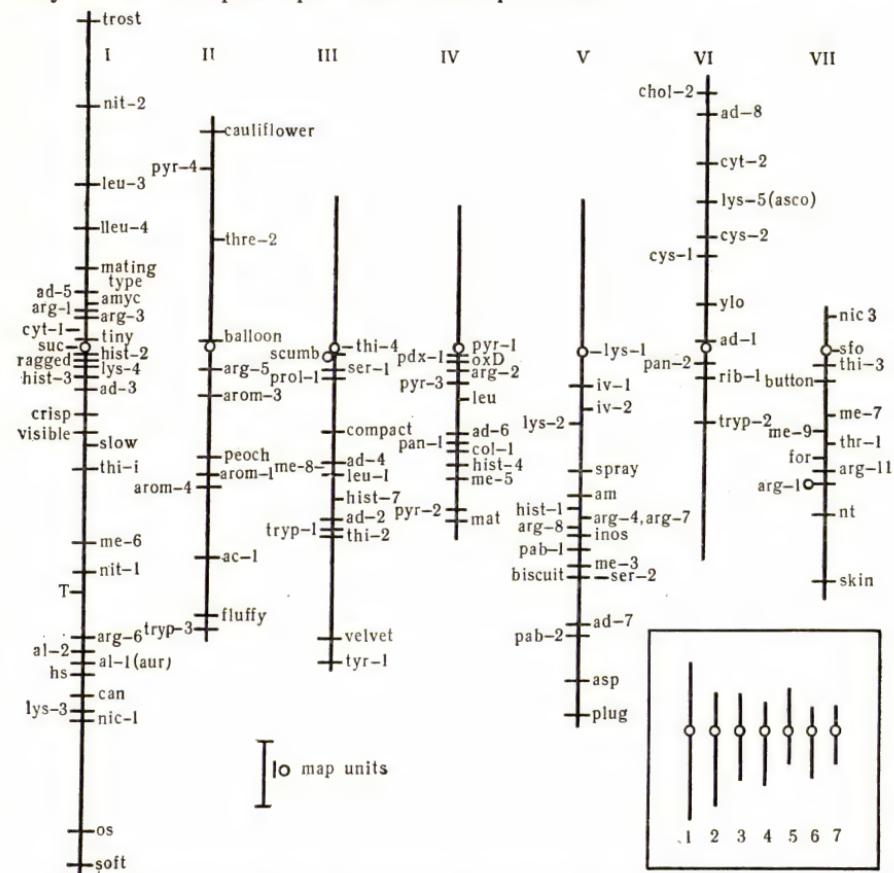


Рис. 46. Генетические карты хромосом *Neurospora crassa* (по Финхам и Дей). I—VII — группы сцепления: центромеры обозначены кружочками, буквами обозначены гены. Внизу справа — схематически изображен гаплоидный набор хромосом

У некоторых высших растений, изученных достаточно подробно, также было установлено полное соответствие между числом групп сцепления и числом пар хромосом. Так, ячмень (*Hordeum vulgare*) имеет 7 пар хромосом и 7 групп сцепления, томат (*Solanum lycopersicum*) — 12 пар хромосом и 12 групп сцепления, львиный зев (*Antirrhinum majus*) — гаплоидное число хромосом 8 и установлено 8 групп сцепления.

Среди низших растений генетически наиболее подробно изучен сумчатый гриб (*Neurospora crassa*). У него гаплоидное число хромосом равно 7 и установлено 7 групп сцепления (рис. 46).

В настоящее время считается общепризнанным, что число групп сцепления у всех организмов равно их гаплоидному числу хромосом, и если у многих животных и растений число известных групп сцепления меньше, чем их гаплоидное число хромосом, то это зависит только от того, что они генетически изучены еще недостаточно и вследствие этого у них выявлена только часть имеющихся групп сцепления.

ГЛАВА 7

ПОЛИПЛОИДИЯ И АНЕУПЛОИДИЯ

Хромосомная теория наследственности привлекла внимание исследователей к изучению ряда тонких деталей строения ядра и структуры хромосом, а эти исследования в свою очередь дали результаты, подтверждающие, расширяющие и углубляющие ряд основных положений этой теории. К таким результатам в первую очередь относятся данные о связи между изменением числа хромосом и соотношением различных типов хромосом и изменением различных признаков и свойств животных и растений, которым свойственны такие изменения в строении ядер.

Полиплоидные ряды. Виды одного рода довольно часто отличаются друг от друга по числу хромосом. К наиболее распространенной форме подобных отличий относится кратное умножение числа хромосом; это чаще встречается у растений и значительно реже у животных. Примером такого соотношения чисел хромосом у различных видов одного рода могут служить некоторые виды земляники. В кончиках корешков лесной земляники (*Fragaria vesca*) обнаружено 14 хромосом, восточной земляники (*F. orientalis*) — 28, клубники (*F. elatior*) — 42, и, наконец, у крупноплодной земляники (*F. grandiflora*) — 56 хромосом (рис. 47). Такой ряд чисел хромосом называется полиплоидным рядом. Гаплоидное число хромосом, кратное умножение которого дает полиплоидный ряд, называется основным числом. В роде *Fragaria* основное число — 7 хромосом. В дальнейшем основное число хромосом будет обозначено x . Кратность повторения основного числа хромосом в соматическом наборе их ($2n$) определяет пloidность организма, которая обозначается определенными названиями, происходящими от греческих корней. Так, *F. vesca* имеет $2x$ (два основных набора хромосом) и является диплоидом, *F. orientalis* с $4x$ — тетраплоидом, *F. elatior* с $6x$ — гексаплоидом и *F. grandiflora* с $8x$ — октоплоидом.

Высокополиплоидные виды обычно сравнительно молодые и произошли в более или менее далеком прошлом от малохромосомных видов в результате однократного или многократного удвоения числа хромосом.

Культурные растения многих родов относятся к полиплоидным видам. Примером может служить и земляника, все основные культурные сорта которой имеют октоплоидные числа хромосом. Примерно такая же картина в роде *Prunus*. *Prunus cerasifera* (алыча) имеет 16 хромосом ($2n$), *P. spinosa* (терн) — 32 хромосомы ($2n$), а *P. domestica* (европейские сливы) — 48 хромосом ($2n$). У *Prunus*

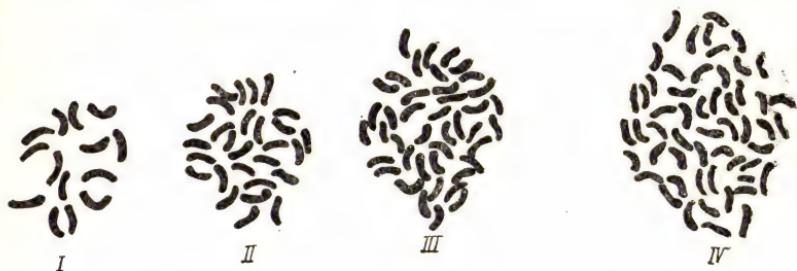


Рис. 47. Полиплоидный ряд у *Fragaria*: I — *F. vesca* ($2n=14$); II — *F. orientalis* ($2n=28$); III — *F. elatior* ($2n=42$); IV — *F. grandiflora* ($2n=56$)

наиболее ценные в хозяйственном отношении сорта тоже принадлежат к высокополиплоидному (гексаплоидному) виду *P. domestica*, а основное число хромосом 8.

У пшениц полиплоидия имеет очень существенное значение как в систематике, так и в селекции. В роде *Triticum* основное число хромосом (x) — 7. Наиболее примитивная форма культурных пшениц, в настоящее время встречающаяся только в странах с низкой

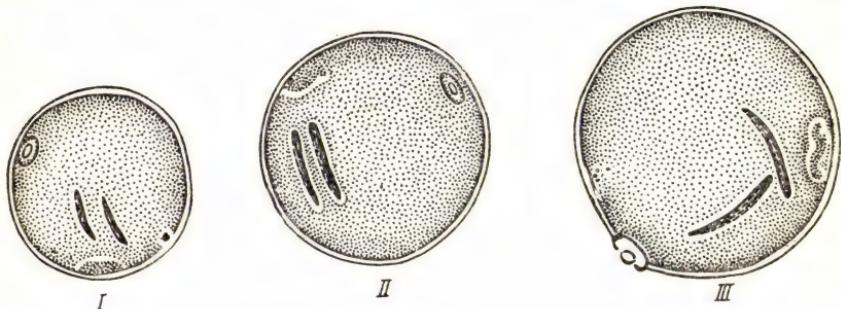


Рис. 48. Пыльцевые зерна пшеницы: I — *Triticum monococcum* ($2n=14$), II — *T. timopheevi* ($2n=28$), III — *T. vulgare* ($2n=42$) (по Петровской-Барановой)

культурой земледелия, *Triticum monococcum*, диплоидна и имеет 14 хромосом ($2n$). *T. durum* (твёрдая пшеница) и ряд близких к ней видов (*T. turgidum*, *T. polonicum*, *T. dicoccum*) являются тетраплоидами и имеют 28 хромосом ($2n$). И, наконец, *T. vulgare* (мягкая пшеница) и несколько близких к ней видов (*T. compactum*,

T. sphaerococcum, *T. spelta* и *T. macha*), объединяемых обычно в один вид — *T. aestivum*, гексаплоиды, имеют 42 хромосомы ($2n$).

Гексаплоидные и тетраплоидные виды имеют значительно более крупные клетки, чем диплоидные. Эта разница очень хорошо видна на рисунке 48, изображающем пыльцевые зерна диплоидного, тетраплоидного и гексаплоидного видов пшеницы.

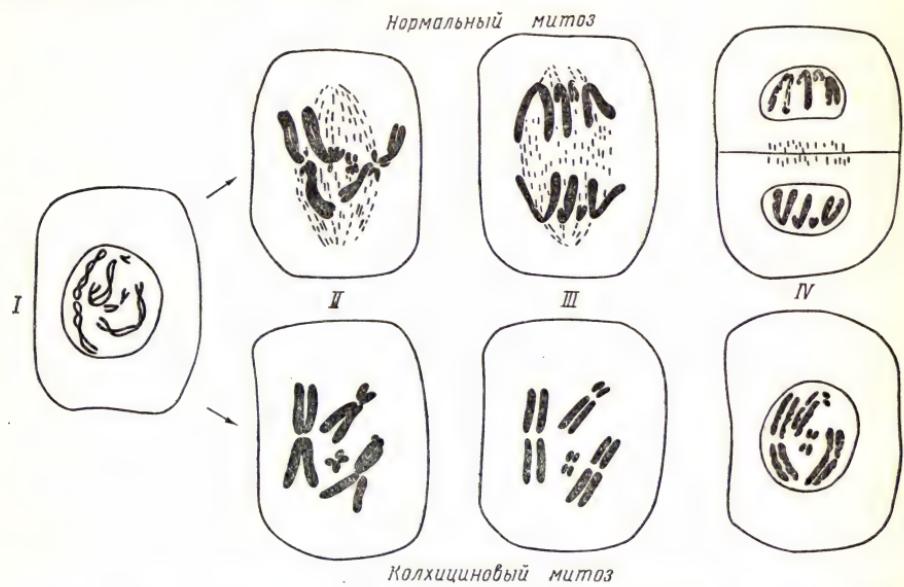


Рис. 49. Схема, показывающая различия между нормальным и колхициновым митозом. Изображены только четыре хромосомы. В результате колхицинового митоза, при котором парализован механизм движения хромосом, образуется клетка с восемью хромосомами. I — профаза; II — метафаза; III — анафаза; IV — телофаза (по Миентцингу)

Но при сравнении полиплоидных и диплоидных видов их видовые особенности в значительной мере затушевывают отличия, зависящие собственно от увеличения числа хромосом.

Экспериментальная полиплоидия. Чтобы возможно более точно выяснить, как влияет увеличение числа хромосом на изменение тех или иных видов, необходимо сравнить диплоидные и полиплоидные разновидности одного вида (сравнивая полиплоидную разновидность с той диплоидной, от которой она происходит).

Такие сравнения стали легко доступными для исследователей только после того, как были разработаны простые и удобные способы экспериментального удвоения хромосом.

Вначале для удвоения числа хромосом применялось воздействие на делящиеся клетки резко повышенными или пониженными температурами и некоторыми наркотиками, что нарушало нормальное деление и приводило к возникновению двуядерных клеток, ядра которых потом сливались и давали начало ядрам с удвоенным чис-

лом хромосом. Использовалось также получение побегов из каллюсов (наплывов), образующихся на обрезанных стеблях. Внутри каллюсов возникали полиплоидные клетки, а это приводило к появлению полиплоидных побегов. Эти приемы очень трудоемки и получать полиплоидные побеги удавалось только в редких случаях.

Положение резко изменилось, когда в 1937 г. цитолог Небель (Nebel, 1937) и генетик Блексли (Blakeslee and Avery, 1937) разработали новую *колхициновую методику* удвоения хромосом, основанную на специфическом действии алкалоида колхицина, являющегося специфическим цитоплазматическим ядом. Колхицин препятствует расхождению хромосом и делению клеток, но не авторепродукции хромосом (рис. 49). При длительном воздействии высокими концентрациями колхицина происходит многократная репродукция хромосом и возникают высокополиплоидные клетки, у которых число хромосом увеличено в 8—16 раз. Такие клетки имеют резко пониженную жизнеспособность, что вызывает гибель обработанных растений. Особенно чувствительны к воздействию колхицина кончики растущих корешков, которые и отмирают в первую очередь. При умелом воздействии сравнительно слабыми дозами колхицина на точки роста стебля можно вызвать однократное удвоение числа хромосом и получить жизнеспособные растения с удвоенным числом хромосом. Этот способ удвоения числа хромосом простой и надежный и позволяет у большинства растений без особого труда быстро получать полиплоидные формы.

При помощи колхициновой методики полиплоидные формы получены у очень многих высших растений, принадлежащих к самым различным семействам, и у некоторых низших растений.

Тщательное изучение экспериментально полученных полиплоидов позволило выяснить важные особенности полиплоидов и уточнить ранее установленное подразделение их на 2 группы: автополиплоиды и аллополиплоиды.

Автополиплоиды и их генетические особенности. Автополиплоидами называют полиплоиды, заключающие одинаковые наборы хромосом. Число таких наборов соответствует пloidности автополиплоида. Так, автотетраплоиды содержат 4 одинаковых набора хромосом, а автооктоплоиды — 8 таких наборов.

Аллополиплоидами называются полиплоиды, содержащие ряд различных наборов хромосом (обычно удвоенные наборы хромосом двух или большего числа различных видов).

Многие свойства автополиплоидов и аллополиплоидов существенно различны и потому эти две группы полиплоидов нужно рассматривать отдельно. Начнем с автотетраплоидов.

При увеличении числа хромосом, как правило, происходит увеличение размеров ядер, а вследствие этого увеличиваются и размеры клеток. Если у полиплоидов не происходит уменьшения числа клеток, входящих в различные органы, то размеры этих органов (цветков, плодов, листьев и т. д.) увеличиваются, как и размеры всего растения. Примером может служить черный паслен (*Solanum nigrum*), у которого при увеличении числа хромосом от 36 до

144 происходит непрерывное увеличение как величины листьев, так и высоты растений (рис. 50). Но такое непрерывное увеличение размеров растений при увеличении числа хромосом происходит далеко не всегда. Довольно часто размеры целого растения увеличиваются только до тех пор, пока число хромосом не достигнет некоторого

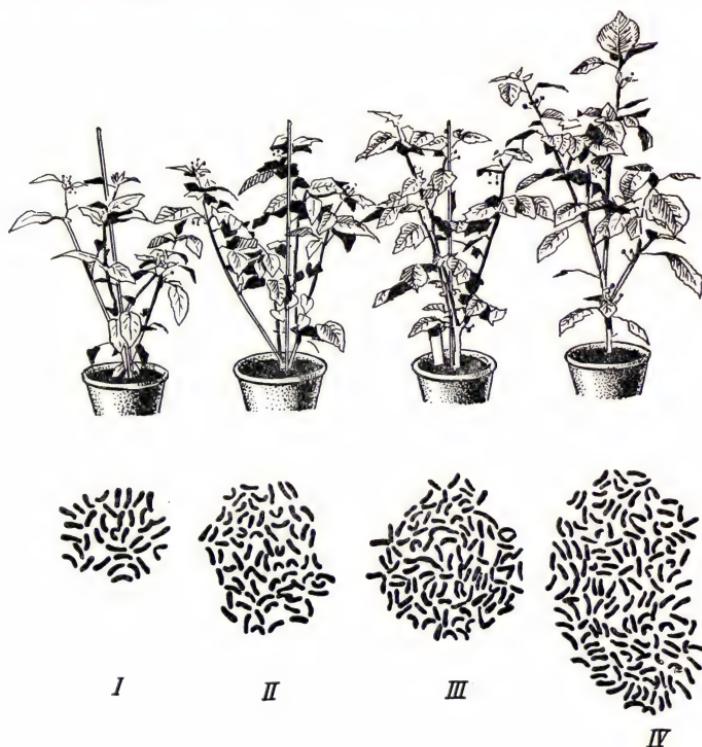


Рис. 50. Растения и соматические наборы хромосом *Solanum nigrum*. I — 36; II — 72; III — 108; IV — 144 хромосомами (по Иоргенсену)

предела, после которого дальнейшее увеличение числа хромосом приводит уже не к увеличению, а к уменьшению размеров как всего растения, так и отдельных его органов: размеры клеток продолжают увеличиваться, но число клеток, входящих в состав отдельных органов (цветков, плодов, листьев) и всего растения, резко уменьшается.

При увеличении числа хромосом, даже в тех случаях, когда увеличиваются размеры отдельных органов и всего растения, темп развития замедляется и период вегетации удлиняется.

Вместе с тем у полиплоидных форм содержание сухого вещества сравнительно с исходными диплоидными формами обычно увеличивается: в вегетативных органах благодаря углеводам, в семенах благодаря азотистым веществам. Кроме того, у полиплоидных форм часто увеличивается количество некоторых витаминов и пигментов.

Поведение хромосом в редукционном делении у автополиплоидов довольно своеобразно. У них гомологичные хромосомы всех типов представлены в тройном (у триплоидов), четверном (у тетраплоидов), шестерном (у гексаплоидов) и большем количестве, поэтому в мейозисе довольно часто вместо бивалентов образуются

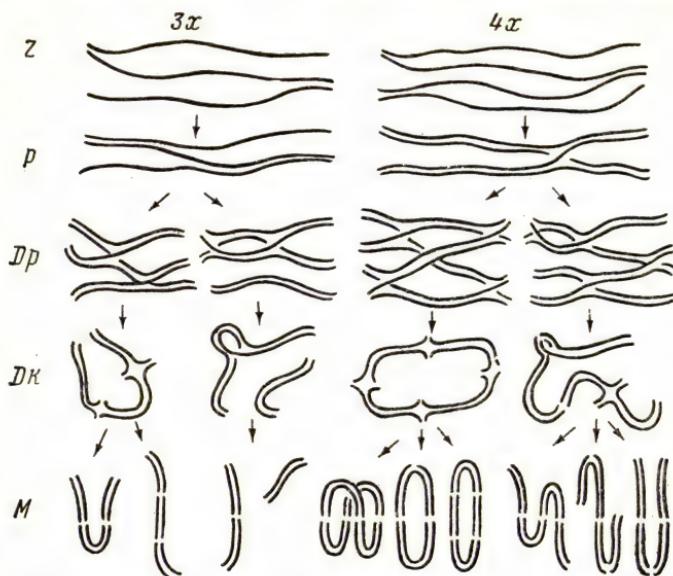


Рис. 51. Схема конъюгации и строения три- и тетравалентных хромосом в профазе и метафазе гетеротипного деления у триплоидов и тетраплоидов. Хромосомы со средним прикреплением у нитей веретена и полной терминализацией. *Z* — зигонема, *P* — пахинема, *Dr* — диплонема, *Dк* — диакинез, *M* — метафаза. Различные возможности, зависящие от случая, указаны стрелками (по Дарлингтону)

поливаленты (рис. 51). Но для образования поливалента необходимо, чтобы у «внутренних» хромосом было по крайней мере по две хиазмы. Поэтому только наиболее длинные хромосомы, образующие много хиазм, постоянно образуют поливаленты. Короткие хромосомы, у которых в среднем образуется всего одна хиазма, формируют только биваленты, а хромосомы средней длины, образующие от 1 до 2 хиазм, дают начало как поливалентам, так и бивалентам в соотношениях, зависящих от длины этих хромосом и среднего числа образующихся у них хиазм. Такое поведение хромосом в мейозисе существенно отражается на плодовитости автополиплоидов.

Значительное количество повторяющихся наборов хромосом у автополиплоидов накладывают существенный отпечаток на характер наследования отдельных признаков и вносит существенные корректизы в правила Менделя (в приложении их к автополиплоидам).

Примером этих особенностей может быть характер наследования у тетраплоидов доминантного гена, расположенного в хромосоме, участвующей, как правило, в образовании тетравалентов. Таким доминантным геном может служить аллеломорфная пара Aa , определяющая у *Datura stramonium* наличие (A) или отсутствие (a) шипов на коробочках. Именно с нее впервые было начато экспериментальное изучение генетики полиплоидов.

У тетраплоидной *D. stramonium* возможно 5 генотипов, различающихся по гену A , вместо 3, существующих у диплоидов. Для этих генотипов приняты следующие обозначения:

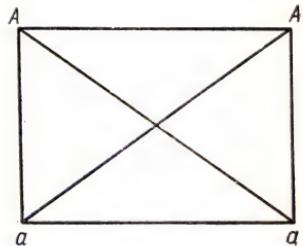
- 1 — $AAAA$ — квадруплекс, или гомозиготный доминант
- 2 — AAa — триплекс
- 3 — Aaa — дуплекс
- 4 — aaa — симплекс
- 5 — $aaaa$ — нуллоплекс, или гомозиготный рецессив

При условии полного доминирования первые 5 групп фенотипически не отличаются друг от друга, но генотипически (и по характеру производимого ими потомства) они совершенно различны. Кроме того, характер расщепления потомства, возникающего от скрещивания растений с этими генотипами, очень сильно отличается от расщепления при скрещивании диплоидных растений с аналогичными генотипами.

Так, при самоопылении растений с генотипом Aaa в потомстве будет идти расщепление в соотношении 35 шиповатых к 1 бесшиповому. Это своеобразное расщепление зависит от того, что у автотетраплоидов все 4 гомологичные хромосомы могут соединяться между собой в любых сочетаниях и затем расходиться к противоположным полюсам в любых комбинациях, что графически можно изобразить следующим образом:

В результате такого расхождения у растений Aaa (дуплекс) образуются гаметы в соотношении $1 AA : 4 Aa : 1 aa$. Сочетание мужских и женских гамет дает следующие генотипы зигот: $(1 AA + 4 Aa + 1 aa)^2 = 1 AAAA + 8 AAAa + 18 AAaa + 8 Aaaa + 1 aaaa = 35 A : 1 a$. Эти теоретические расчеты хорошо совпадают с результатами опытов Блексли, Беллинга и Фарнхам, которые при изучении 3501 растения, полученных от скрещивания родительских форм $Aaa \times Aaa$ (т. е. двух дуплексов по A), обнаружили 3383 шиповатых и 118 растений, лишенных шипов.

При возвратном скрещивании дуплекса с гомозиготным рецессивом ($Aaa \times aaaa$) среди 655 изученных растений было найдено 518 шиповатых растений и 137 лишенных шипов, что также сравнительно хорошо соответствует теоретически ожидаемому соотношению 5 шиповатых : 1вшенному шипов. При изучении характера наследования некоторых других признаков у многих автополиплоидов



идов, полученных у самых различных растений, теоретически ожидаемые соотношения, вычисленные аналогичным путем, также оказались хорошо соответствующими соотношениям, полученным опытным путем.

Одно из основных положений учения Г. Менделя — принцип чистоты гамет — при разработке генетики автотетраплоидов оказалось совершенно неприменимым к автополиплоидам. У автотетраплоидов все гомологичные хромосомы присутствуют в гаметах не в единичном, а в двойном количестве. Вследствие этого гаметы у них могут быть гомозиготными (AA или aa) и гетерозиготными (Aa) по любому гену. Поэтому говорить о принципе чистоты гамет у автотетраплоидов и у других автополиплоидов нет никаких оснований, так как у них нарушено основное условие чистоты гамет — наличие в гаметах всех типов гомологичных хромосом только в единичном количестве.

Особенность генетики автополиплоидов заключается в особой форме расщепления, имеющей место только при так называемой «двойной редукции» и обуславливающей возможность выщепления гомозиготных рецессивов в непосредственном потомстве триплекса.

Для выщепления гомозиготных рецессивов в непосредственном потомстве триплекса (даже при скрещивании триплекса с гомозиготным рецессивом) у триплекса AAA в результате спорогенеза должны возникнуть гаметы с генотипом aa , гомозиготные по рецессивному гену. В рамках представлений элементарной генетики это кажется совершенно невозможным.

В самом деле, в ядрах клеток триплекса есть только одна хромосома, заключающая рецессивный ген a , и целых три хромосомы с доминантным геном A . В связи с этим остается совершенно непонятным, откуда могут появиться две хромосомы, заключающие ген a , которые должны присутствовать в ядрах гамет, гомозиготных по рецессивному гену a .

Между тем при скрещивании триплекса с гомозиготным рецессивом ($AAa \times aaaa$) у *D. stramonium* Блексли, Беллинг и Фарнхэм среди 263 полученных растений нашли 257 шиповатых растений и 6 растений с коробочками, лишенными шипов. Следовательно, выщепление чистого рецессива в непосредственном потомстве триплекса все-таки происходит. В чем же дело?

Ответ на этот трудный вопрос был получен в результате изучения способов образования хиазм и расхождения хромосом к противоположным полюсам в тетравалентах, образующихся у автотетраплоидов.

Если у триплекса в тетраваленте, образованном хромосомами, в которых расположен ген A , образуется хиазма и на участке между местом расположения гена A и кинетической перетяжкой происходит обмен хроматид между хромосомой, заключающей ген A , и хромосомой, заключающей ген a , то возникнут две хромосомы с хроматидами, заключающими ген a (при этом каждая из хромосом будет заключать только одну хроматиду с геном a). При расхож-

дении хромосом тетравалента в анафазе хромосомы с хроматидами, заключающими ген *a*, могут отойти к разным полюсам или отойти к одному полюсу и быть включенными в одно дочернее ядро. В последнем случае в таком ядре диады окажутся две хромосомы,

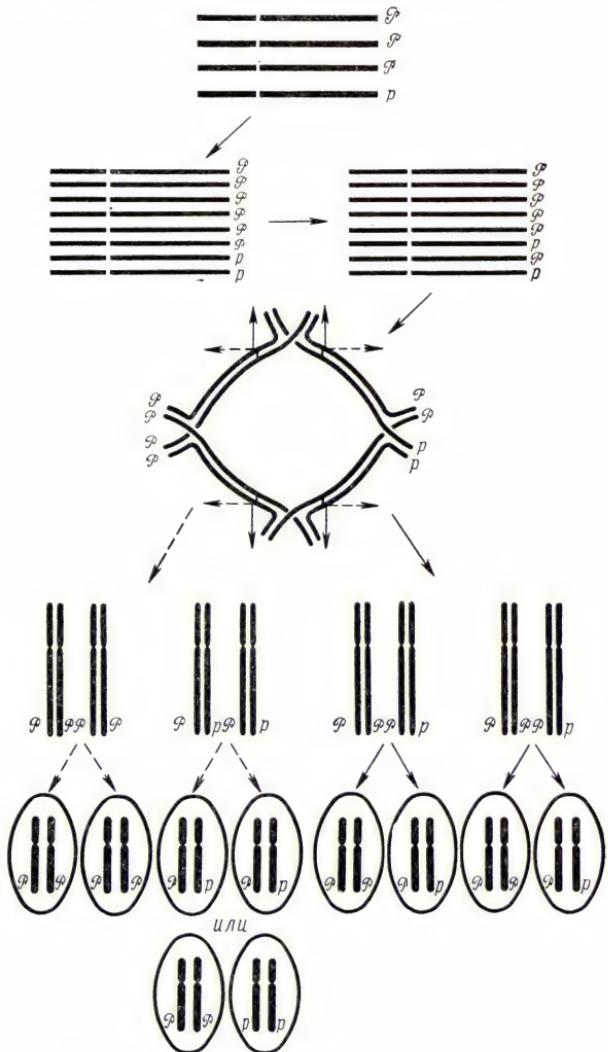


Рис. 52. Схема, показывающая распределение хромосом и хроматид в тетраваленте триплекса, приводящее к появлению спор, гомозиготных по рецессивному гену *p* (по Сенсон и Филс). При кроссинговере между геном *p* и кинетической перетяжкой возникает некоторое количество ядер, заключающих хромосомы с неодинаковыми хроматидами — *PpPp*. Во втором делении мейоза такие ядра дают начало 25% спор с генотипом *pp* (чистый рецессив)

заключающие по одной хроматиде с геном *a*. Таким образом, будет иметь место первичное уменьшение количества генов *A* (одиночная редукция *A*).

Во втором делении мейоза в таких ядрах диад хроматиды, заключающие ген *a*, могут отойти к разным полюсам и тогда дополнительной редукции генов *A* не произойдет. Или, напротив, хроматиды с геном *a* в обеих хромосомах отойдут к одному полюсу и ядро одной из клеток тетраэды будет заключать две хромосомы с рецессивным геном *a*, т. е. произойдет вторичное уменьшение количества гена *A* (двойная редукция *A*) и возникнут гаметы, гомозиготные по рецессивному гену *a*, что и требовалось доказать. Схематически процесс двойной редукции показан на рисунке 52.

При изучении частоты выщепления гомозиготных рецессивов в непосредственном потомстве триплекса для разных генов у различных автотетраплоидов установлено, что эта частота варьирует в довольно широких пределах. Наряду с генами, у которых гомозиготные рецессивы в потомстве триплексов появляются очень редко, есть и такие, у которых появление рецессивов происходит сравнительно часто. Так как возможность двойной редукции в первую очередь зависит от наличия перекреста между местом расположения изучаемого гена и кинетической перетяжкой и пропорциональна длине участка хромосомы, на котором такой перекрест происходит, было выдвинуто предположение, что частота выщепления рецессивов из триплекса у различных генов зависит от того, на каком расстоянии от кинетических перетяжек находятся гены. Чем дальше ген от кинетической перетяжки, тем чаще рецессивы этого гена выщепляются из триплекса. Так, для гена *P*, определяющего окраску цветков у *D. stramonium* (*P* определяет пурпурную, а *p* — белую окраску цветков), при скрещивании триплекса с гомозиготным рецессивом ($PPPp \times pppp$) среди 161 растения было найдено 160 растений с пурпуровыми цветками и только 1 растение с белыми. Так как процент растений с белыми цветками в этом случае был примерно в три раза меньше, чем процент лишенных шипов растений в ранее рассмотренном случае, то из этого был сделан вывод о том, что ген *P* расположен значительно ближе к кинетической перетяжке, чем ген *A*.

Некоторые исследователи даже пытались использовать частоту появления гомозиготных рецессивов в непосредственном потомстве триплексов для количественного определения расстояния точек месторасположения соответствующих генов от кинетических перетяжек.

Значительно позднее было установлено, что частота выщепления рецессивов в потомстве триплекса примерно в равной мере зависит как от частоты перекрестов между местом расположения изучаемого гена, так и от частоты образования тетравалентов хромосом, в которых расположен изучаемый ген. Это определяет вероятность нерасхождения хромосом, в которых произошел перекрест между точкой расположения изучаемого гена и кинетической перетяжкой. Из этого следует, что частота появления рецессивов в потомстве

триплекса сама по себе явно непригодна для количественного определения расстояния гена от кинетической перетяжки.

Из приведенного выше краткого рассмотрения характера наследования некоторых признаков у автотетраплоидов видно, что генетика автополиплоидов значительно более сложная, чем генетика диплоидов. Автополиплоиды генетически изучены значительно слабее, чем диплоидные организмы.

В настоящее время широко проводятся исследования, направленные на получение все новых и новых автополиплоидов. Экспериментальным путем получено большое количество автополиплоидов и некоторые из них могут иметь значение для практических целей или теоретических исследований. Несомненно, генетическое изучение автополиплоидов будет проводиться в широких масштабах и в ближайшем будущем сведения о генетических особенностях автополиплоидов будут значительно расширены и углублены.

Аллополиплоиды чаще всего возникают в результате удвоения числа хромосом в соматических клетках стерильных отдаленных гибридов, у которых конъюгация хромосом в мейозисе резко нарушена или совершенно отсутствует, и несколько реже в результате соединения нередуцированных гамет таких гибридов.

Поэтому у аллополиплоидов гомологичные хромосомы бывают всего в двойном количестве, а по характеру наследования отдельных признаков они ближе к диплоидам, чем к автополиплоидам. В мейозисе у аллополиплоидов, как правило, образуются только биваленты, расхождение хромосом протекает совершенно правильно и фертильность бывает очень высокой.

Аллополиплоидам свойственна резко выраженная гибридная мощность, которая стойко сохраняется в половом потомстве. Эта константность аллополиплоидов зависит от того, что хромосомы далеких видов совершенно не способны конъюгировать друг с другом, вследствие чего у аллополиплоидов образуются только биваленты.

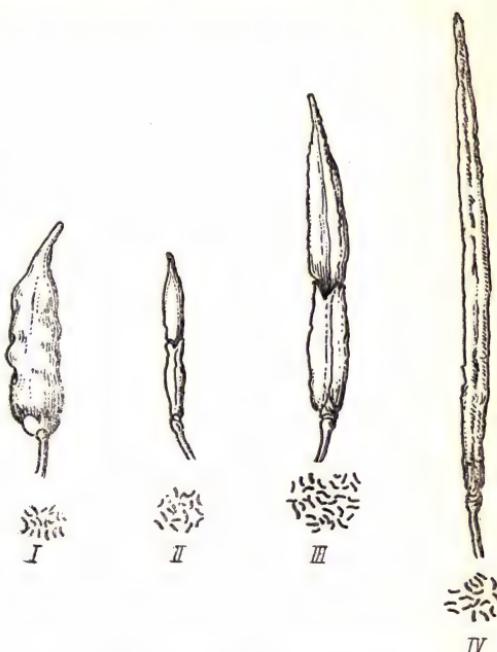


Рис. 53. Стручки и соматические наборы хромосом: I — редьки (*Raphanus*); II — ди-полоидного гибрида; III — 36-хромосомного аллотетраплоида; IV — капусты (*Brassica*) (по Карпеченко)

Аллополиплоиды ведут себя как полностью гомозиготные диплоиды. Но вместе с тем в геном аллополиплоидов полностью входят гены их родительских видов и сохраняется гибридная мощность, обусловленная сочетанием этих геномов.

По своему внешнему облику и физиологическим свойствам аллополиплоиды занимают промежуточное положение между родительскими видами и поэтому их часто называют константнопромежуточными гибридами. Внутренняя гетерогенность и гибридная мощность аллополиплоидов в значительной мере снимают ослабляющее влияние на организм очень сильного увеличения числа хромосом, благодаря этому и существуют аллополиплоиды с очень большими числами хромосом.

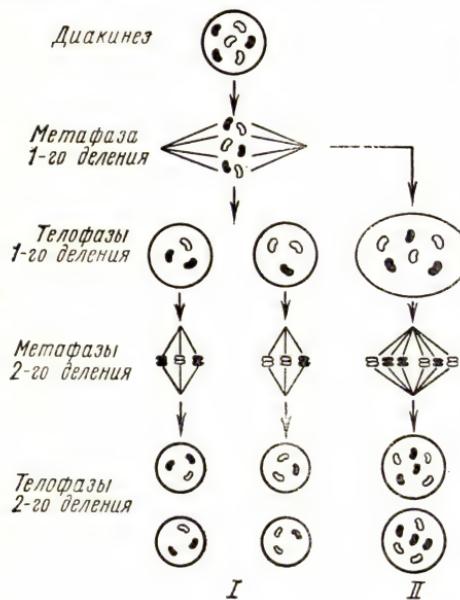


Рис. 54. Схема деления материнских клеток пыльцы у гибридов F_1 , *Raphanus* \times *Brassica*. I — обычный ход деления; II — образование диады с диплоидными клетками. Редечный геном представлен тремя белыми, капустный — тремя черными хромосомами (по Кarpченко)

Хорошим примером аллополиплоидов могут служить аллотетраплоидные гибриды между капустой и редькой. Эти гибриды получены Г. Д. Кarpченко путем скрещивания *Raphanus sativus* с *Brassica oleracea* и известны под названием *Raphanobrassica*.

Редька — *Raphanus sativus* имеет 18 хромосом ($2n$), так же как капуста — *Brassica oleracea* (рис. 53).

Рассмотрим нечетных представителей полиплоидного ряда: гаплоидов (x), триплоидов ($3x$), пентаплоидов ($5x$), гептаплоидов ($7x$) и т. д.

У нечетных полиплоидов fertильность понижена значительно более резко, чем у четных полиплоидов, и это понижение особенно сильно у начальных (малохромосомных) представителей полиплоидного ряда. Это связано с тем, что отсутствие партнеров для «лишнего» основного набора хромосом оказывается у них на понижении плодовитости особенно сильно (рис. 55).

Так, у гаплоидов, имеющих только один основной набор хромосом, коньюгация в мейозисе почти отсутствует, и все хромосомы остаются унивалентными. Жизнеспособные споры образуются только в тех исключительно редких случаях, когда в результате совершенно неправильного поведения хромосом в анафазе I одно из ядер получает все хромосомы, а другое «ядро» совсем их не получает. Гаплоиды в высокой мере стерильны. Вследствие мень-

шего числа хромосом и весь организм гаплоидов значительно меньше, чем у диплоидов. Это хорошо видно на рисунке 55, где изображены растения и плоды гаплоидных и диплоидных томатов. У перекрестноопыляемых растений слабость гаплоидных растений по сравнению с растениями самоопылителями выражена более резко, так как они угнетаются рецессивными полулетальными генами.

Семена, которые иногда возникают у гаплоидов, образуются благодаря соединению нередуцированных гамет (это происходит исключительно редко) или появлению участков соматических тканей с удвоенным числом хромосом, которые дают начало нормальным гаплоидным гаметам. Диплоидное потомство гаплоидов, образующееся одним из этих путей, в высокой мере гомозиготно.

В последнее время такие «удвоенные гаплоиды» нашли применение в селекции перекрестноопыляемых растений, где их используют в качестве высокогомозиготных линий для получения гетерозиготных линейных гибридов вместо самоопыленных линий старших поколений (см. гл. 19).

Второй член нечетного полиплоидного ряда — триплоиды — заключают три основных набора хромосом, и в мейозисе у них часто образуются триваленты. Автотриплоиды вегетативно очень мощные растения, но fertильность их сравнительно низка. Кроме того, триплоиды

в потомстве не дают себе подобных триплоидных растений, а производят в различных соотношениях диплоиды и различные полисомики. Так, триплоидная форма *Datura* давала в потомстве 53% растений с $2x + 1$ хромосом, 28% диплоидов, 16% растений с $2x + 1 + 1$ хромосом и 1,4% растений с другими числами хромосом. Примерно такое же соотношение диплоидов и различных полисомиков было получено и в потомствах автотриплоидных томатов и автотриплоидной кукурузы.

Таким образом, триплоиды неспособны воспроизводить себя в половом потомстве, но могут служить хорошим источником для получения различных форм полисомиков.



Рис. 55. Растения томатов: I — гаплоидное; II — диплоидное. Гаплоид (12 хромосом вместо 24) слабо развит и плодовитость его сильно понижена (по Линдстрому)

Благодаря мощности и малому количеству семян автотриплоиды довольно широко используются в сельском хозяйстве и в лесоводстве. Пентаплоиды значительно более плодовиты, чем триплоиды, но также не воспроизводят себя в семенном потомстве и дают начало главным образом различным полисомикам.

Кроме автополиплоидов и аллополиплоидов в природе существуют еще промежуточные формы, которые Г. Стеббинс предложил назвать сегментными полиплоидами.

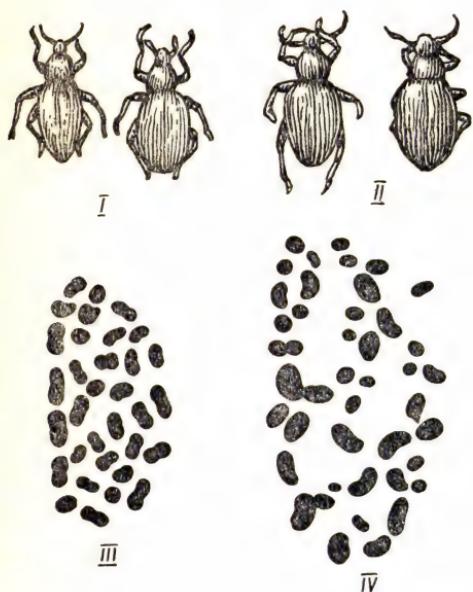


Рис. 56. Триплоидные и тетраплоидные особи долгоносиков *Otiorrhynchus scaber* и их хромосомные комплексы. I — триплоид; II — тетраплоид; III — соматический набор хромосом триплоида — 33; IV — соматический набор хромосом тетраплоида — 44 (по Суомалайнену)

встречаются несравненно реже, чем у растений, а также спонтанно, удвоение числа хромосом у животных происходит примерно с такой же частотой, как и у растений.

У животных полиплоиды редки потому, что хромосомный механизм регуляции пола при удвоении числа хромосом полностью разрушается. У гетерогаметного пола (чаще всего мужского) мужские и женские половые хромосомы оказываются в двойном количестве, в мейозе конъюгируют только между собой, что и приводит к нарушению баланса половых хромосом и стерильности.

У растений, большая часть которых гермафродитна, это нарушение хромосомного механизма регуляции пола не имеет существ-

Сегментные полиплоиды обычно возникают у гибридов между сравнительно близкими видами в результате удвоения числа хромосом, наборы хромосом которых настолько сходны между собой, что некоторые хромосомы у них могут конъюгировать между собой, давая начало более или менее значительному числу бивалентов. При этом диплоидные гибриды P_1 , заключающие два гомеологичных набора хромосом B_1 и B_2 , имеют очень низкую плодовитость, а сегментные полиплоидные гибриды, заключающие четыре набора хромосом — $BBBB$, изредка образуют тетраваленты и имеют плодовитость, промежуточную между плодовитостью автотетраплоидов и аллополиплоидов.

Полиплоидия у животных. У животных полиплоидные виды и разновидности

венного значения и не препятствует возникновению и широкому распространению полиплоидии. Но у животных, подавляющее большинство которых раздельнополы, нарушение хромосомного механизма регуляции пола крайне затрудняет закрепление и распространение полиплоидных форм. Хорошим примером могут служить амфибии, в частности тритоны. У тритонов экспериментально (путем воздействия низкими температурами) удалось получить триплоиды и тетраплоиды. При этом оказалось, что триплоидные и тетраплоидные самцы совершенно стерильны, в то время как триплоидные и тетраплоидные самки частично плодовиты и дают в потомстве, наряду с различными полисомиками, некоторое количество триплоидных и тетраплоидных особей.

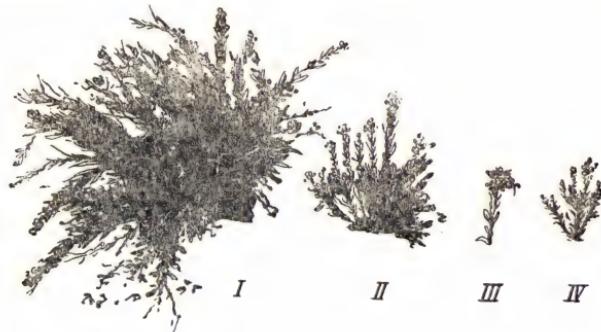


Рис. 57. Анеуплоиды у левкоя (*Matthiola incana*) слева направо: I — диплоид; II — трисомик; III — тетрасомик; IV — «дисомический» гаплоид (гаплоидный «трисомик») (по Лесли и Фросту)

Такая «плодовитость» не может обеспечить закрепление и распространение полиплоидных аксолотлей в природе. Поэтому полиплоиды, довольно часто появляющиеся среди личиночных стадий у ряда амфибий, не приводят к возникновению полиплоидных видов и разновидностей.

В связи с этим полиплоидные формы сравнительно легко возникают и распространяются только у гермафродитных животных, а у раздельнополых сохранение и широкое распространение полиплоидных форм оказывается возможным только в тех случаях, когда полиплоидные формы переходят к апомиктическому (партеногенетическому) размножению. Примером такого рода полиплоидных форм у животных могут служить партеногенетические виды долгносиков, распространенные в Центральной Европе.

Диплоидные виды рода *Otiorrhynchus* и ряда близких к нему родов, размножающиеся половым путем, все имеют 22 хромосомы ($2n$). В то же время партеногенетические виды этих родов, представленные только самками, лишь в немногих случаях имеют 22 хромосомы ($2n$). Большинство партеногенетических видов имеют 33, 44 и даже 55 хромосом и являются триплоидами, тетраплоидами и пентаплоидами. На рисунке 56 изображены триплоидные и

тетраплоидные особи партеногенетического вида *Otiorrhynchus scaber* и метафазные хромосомы этих форм. Таким образом, и у животных, когда исчезают препятствия, связанные с нарушением хромосомного механизма определения пола (в связи с переходом к партеногенетическому размножению), полиплоидные виды и разновидности возникают так же часто, как и у растений.

Анеуплоидия у диплоидов. Анеуплоидными называются такие ядра, в которых в дополнение к «основным» наборам хромосом есть еще одна или несколько дополнительных хромосом (или в «основных» наборах не достает одной или нескольких хромосом).

Организмы, у которых в дополнение к полному диплоидному набору хромосом имеется еще одна хромосома основного набора, вследствие чего этот тип хромосом представлен не два, а три раза, называются *трисомиками* ($2n+1$). Если в тройном количестве есть не одна, а две, три и т. д. хромосомы, то такие организмы называются двойными, тройными и т. д. трисомиками.

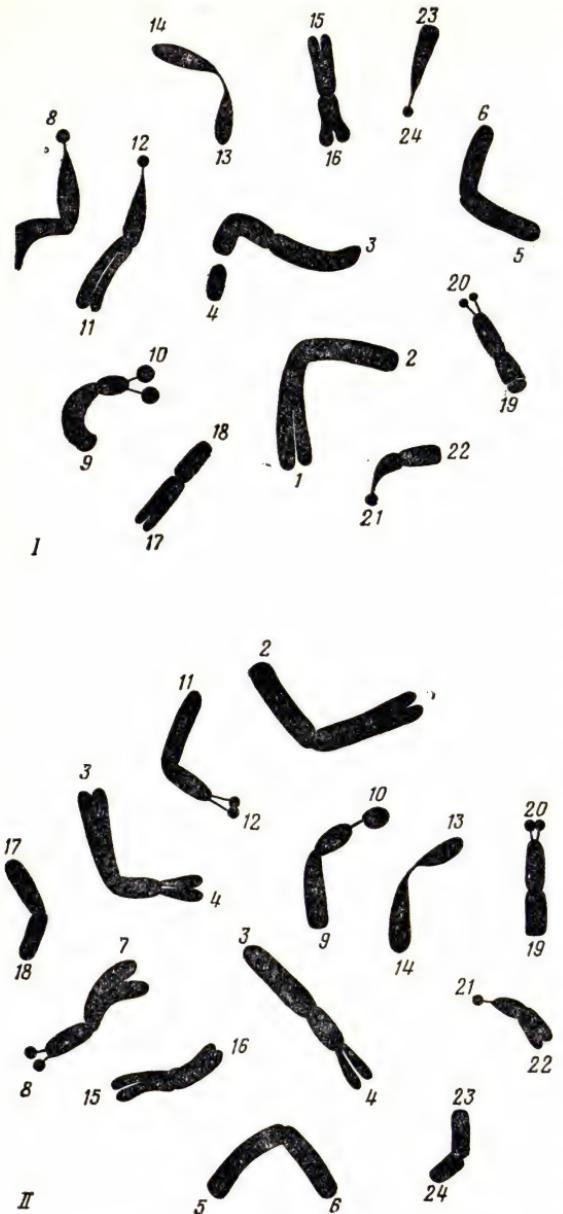


Рис. 58. Хромосомы дурмана (*Datura stramonium*). I — гаплоидный набор хромосом в кончике корешка; II — 13 хромосом в пыльцевом зерне растения $2n+1$; хромосома 3—4 представлена дважды (по Блексли)

Когда у диплоидных организмов одна из хромосом основного набора имеется в четверном количестве, то такие организмы называются **тетрасомиками** ($2n+2$), а если в четверном количестве есть не одна, а несколько хромосом — двойными, тройными и т. д. тетрасомиками. Диплоидные организмы, у которых не достает одной хромосомы и вследствие этого одна из хромосом основного набора оказывается единичной, называются **моносомиками** ($2n-1$). И, наконец, диплоидные организмы, у которых не достает двух хромосом и полностью отсутствует одна из хромосом основного набора, называются **нуллисомиками** ($2n-2$).

По аналогии с диплоидами так же называются гаплоидные и полиплоидные организмы с дополнительной или недостающей одной или несколькими хромосомами, хотя, скажем, трисомики у тетраплоидов имеют дополнительную хромосому в пятикратном количестве ($4n+1$), а у гаплоидов в двойном количестве ($n+1$) и т. д.

У трисомиков по сравнению с диплоидными организмами жизнеспособность и плодовитость снижены, а у тетрасомиков это выражено еще более сильно (рис. 57).

У моносомиков снижение жизнеспособности и плодовитости выражено более резко, чем у трисомиков, а жизнеспособность нуллисомиков еще ниже и они выживают только в исключительных случаях.

У одного и того же диплоидного вида различные трисомики существенно отличаются друг от друга, причем эти различия зависят главным образом от того, какая из хромосом «основного» набора имеется в тройном количестве. Это связано с тем, что в трисомических хромосомах гены бывают в тройном количестве, в то время как во всех остальных хромосомах — только в двойном, вследствие чего в процессе индивидуального развития фенотип организма смещается в сторону генов, имеющихся в тройном коли-

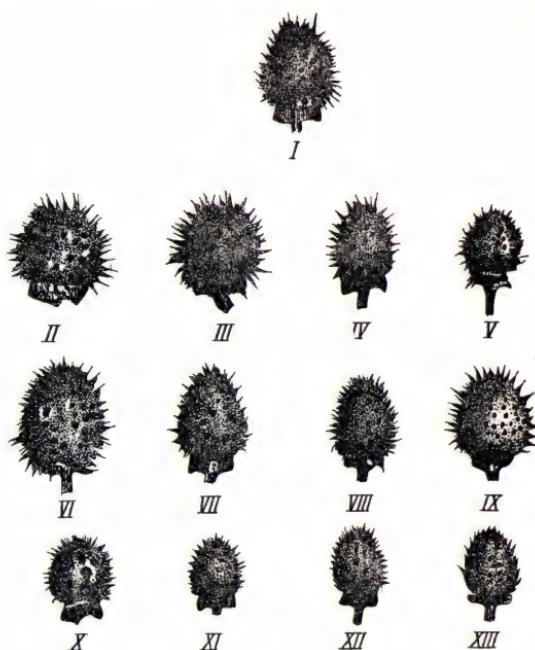
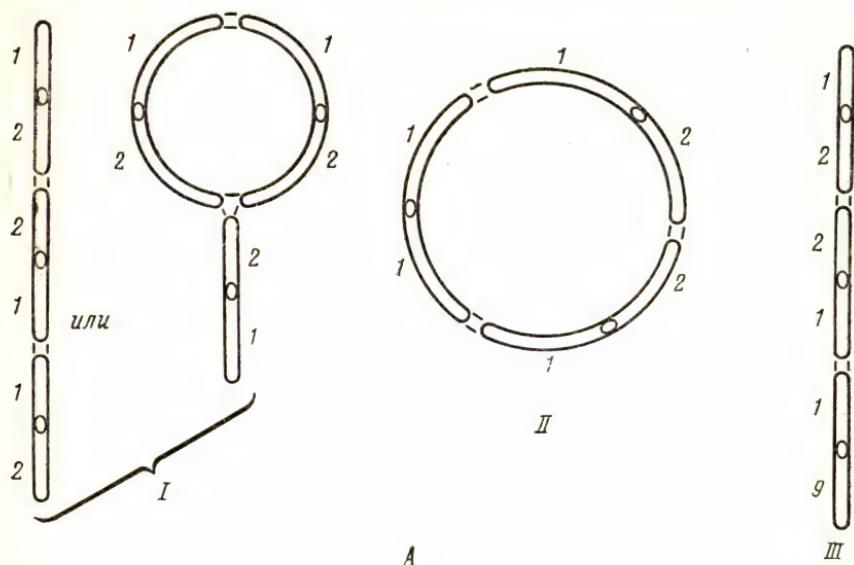


Рис. 59. Коробочки дурмана: I — нормального диплоидного растения с $2n=24$; II—XIII — коробочки 12 разных типов первичных трисомиков с 25 хромосомами (по Блексли)

честве. Благодаря этому, с одной стороны, признаки, определяемые генами в трисомических хромосомах, выражены сильнее, и это позволяет составить представление о том, какие гены расположены в трисомических хромосомах. Вместе с тем нарушение нормального баланса генов приводит к понижению жизнеспособности.



A



B

Рис. 60. Строение и поведение хромосом у трисомиков *D. stramonium*. *A* — схематическое изображение специфических фигур, характерных для поведения хромосом в метафазе I мейоза у первичных (*I*), вторичных (*II*) и третичных (*III*) трисомиков; *B* — первичные и вторичные хромосомы $2n+1$ типов (*IV*) первичная 1-2 хромосома и две ее вторичные хромосомы 1-1 и 2-2, (*V*) первичная 9-10 хромосома и ее вторичные хромосомы 9-9 и 10-10. Спутники прикреплены к концу (по Блексли и Беллингу)

Стерильность трисомиков связана с тем, что гаметы, заключающие дополнительную хромосому, обычно имеют резко пониженную жизнеспособность и часто оказываются совершенно нежизнеспособными. У ряда трисомиков среди «трисомических» гамет все мужские гаметы гибнут и жизнеспособными оказываются только женские, вследствие чего передача трисомии происходит только по женской линии, в то время как у остальных трисомиков жизнеспособны как мужские, так и женские «трисомические» гаметы и передача дополнительных хромосом происходит как по женской, так и по мужской линии.

Явление трисомии особенно подробно изучено американскими учеными генетиком А. Ф. Блексли и цитологом Д. Беллингом у дурмана (*Datura stramonium*) (рис. 58).

Гаплоидное число хромосом у *D. stramonium* равно 12 и каждую из хромосом можно различить по величине и первичному и вторичному расчленению. Номенклатура хромосом *D. stramonium* основана на обозначении их концов цифрами от 1 до 24, например 1·2, 3·4, 5·6 и т. д. (см. рис. 58). Путем отбора случайно возникающих трисомиков и главным образом путем отбора трисомиков в потомстве триплоидов Блексли были выделены 12 различных типов первичных трисомиков, которые соответствуют 12 хромосомам гаплоидного набора. Коробочки диплоидного растения и 12 типов первичных трисомиков *D. stramonium* изображены на рисунке 59, на котором хорошо видны существенные отличия коробочек различных трисомиков друг от друга по величине, форме и более или менее сильному развитию шипов.

В профазе и метафазе мейозиса лишняя хромосома первичных трисомиков конъюгирует с двумя другими, гомологичными ей хромосомами, образуя триваленты (рис. 60, I), в то время как все остальные хромосомы образуют биваленты.

В анафазе I две хромосомы каждого тривалента идут к одному полюсу, а третья — к другому. В результате этого с равной частотой возникают как мужские, так и женские гаметы с 12 и 13 хромосомами.

В яйцеклетках лишняя хромосома оказывается на их жизнеспособности не очень сильно и зародышевые мешки с 13 хромосомами функционируют почти так же часто, как и зародышевые мешки с 12 хромосомами.

В микроспорах лишняя хромосома оказывается на жизнеспособности их гораздо сильнее и анеуплоидные пыльцевые зерна не прорастают или дают пыльцевые трубки с ненормальным или замедленным ростом. При этом различные типы трисомиков ведут себя по-разному, в зависимости от того, какая хромосома представлена в тройном количестве. У трисомиков по большим хромосомам (1·2, 3·4, 5·6) пыльцевые зерна обычно совсем не прорастают, а у трисомиков по малым хромосомам (19·20, 21·22, 23·24) пыльцевые зерна с 13 хромосомами прорастают, но их пыльцевые трубки растут значительно медленнее, чем гаплоидные пыльцевые трубки. Поэтому получить передачу дополнительной хромосомы

по мужской линии (через пыльцу) даже у тех трисомиков, у которых пыльцевые зерна прорастают, можно только при нанесении на рыльце диплоидов очень малых количеств пыльцы трисомиков, что резко уменьшает конкуренцию между 12- и 13-хромосомными пыльцевыми трубками.

Обычно культуры трисомиков у *D. stramonium* сохраняются путем передачи трисомических хромосом по женской линии через 13-хромосомные яйцеклетки.

В потомстве первичных трисомиков у *D. stramonium* были найдены новые типы трисомиков, которые отличались от всех 12 типов первичных трисомиков, и были названы «вторичными» трисомиками. Вторичные трисомики выглядели как карикатуры на те первичные трисомики, от которых они происходили: одни признаки первичных трисомиков были переразвиты, а другие совершенно отсутствовали.

При изучении редукционного деления у вторичных трисомиков Беллинг обнаружил, что их трисомические хромосомы также дают начало тривалентам, но эти триваленты выглядят совсем иначе, чем триваленты первичных трисомиков: у вторичных трисомиков часто образуются замкнутые кольца из трех хромосом, которые совершенно отсутствуют у первичных трисомиков (см. рис. 60, I).

В связи с этим было выдвинуто предположение, что у вторичных трисомиков «лишние» хромосомы состоят из двух одинаковых концов «лишней» хромосомы исходного первичного трисомика (1·1 вместо 1·2) и возникают в результате реципрокной транслокации, при которой конец 1 (часть хромосомы с концом 1) присоединяется вместо отделенного конца 2.

При таком строении становится вполне понятным образование закрытых колец у тривалентов вторичных трисомиков, так как заключающая два одинаковых конца (1·1) дополнительная хромосома таких трисомиков присоединяется этими концами к концам 1 хромосом 1·2, что и приводит к образованию кольцевых тривалентов.

При изучении трисомиков Блексли и Беллинг все время говорили о соединении однозначных концов и о переносе с одной хромосомы на другую или в пределах одной хромосомы различных концов. В настоящее время установлено, что в таких случаях происходит перенос не концов, а значительных участков хромосом и что соединение концов зависит от образования на этих участках хиазм, которые к концу профазы и в метафазе I деления мейозиса сдвигаются к концам хромосом.

Вполне понятными становятся и фенотипические особенности вторичных трисомиков, так как у них одна часть «лишней» хромосомы исходного первичного трисомика (один из концов такого трисомика) имеется в четверном количестве, а другая часть (другой конец) этой хромосомы — только в нормальном для диплоидов двойном количестве. Вполне понятно, что признаки, определяемые генами, расположенными в участке (конце) дополнительной хромосомы вторичного трисомика, представленном в двойном количестве, и присутствующие в четверном количестве, в соматических

тканях выражены сильнее, чем у первичного, у которого они имеются только в тройном количестве. В то же время признаки, контролируемые генами, расположенными в участке (конце) «лишней» хромосомы первичного трисомика, отсутствующем в «лишней» хромосоме вторичного трисомика, выражены у него слабее, чем у исходного первичного трисомика.

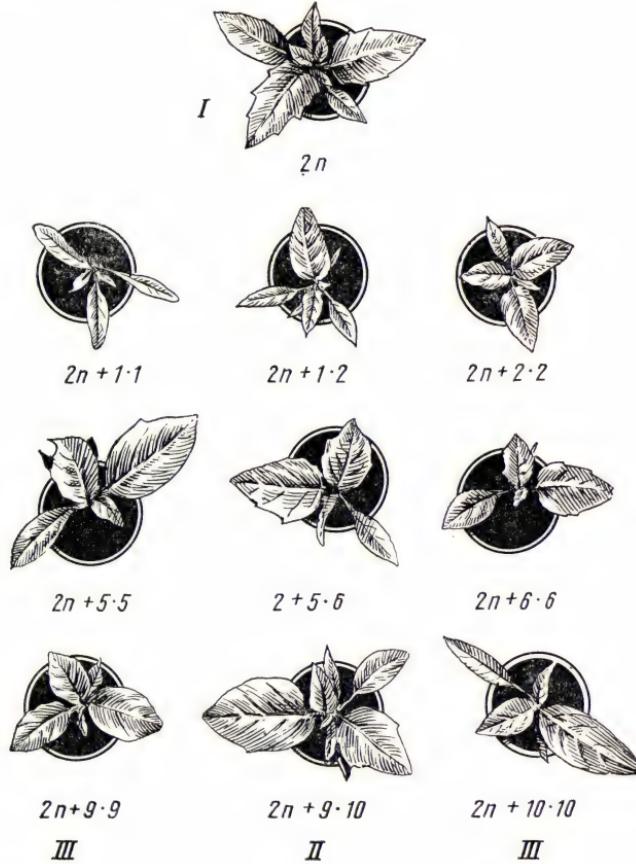


Рис. 61. Сеянцы диплоида (*I*) трех первичных трисомиков (*II*) и шести их вторичных трисомиков (*III*) *D. stramonium* (по Авери)

Такое строение «лишних» хромосом вторичных трисомиков позволяет считать возможным существование двух вторичных трисомиков для каждого первичного трисомика, так как удвоенным может быть любой из «концов» лишней хромосомы первичного трисомика (1·1 и 2·2 для хромосомы 1·2).

И действительно для многих первичных трисомиков было найдено два различных вторичных трисомика. На рисунке 61 изобра-

жены сеянцы: диплоидный, три первичных трисомика (с «лишними» хромосомами 1·2, 5·6 и 9·10) и шесть вторичных трисомиков (с лишними хромосомами 1·1, 2·2, 5·5, 6·6, 9·9, 10·10). Цитологическое изучение ряда вторичных трисомиков дало результаты, наглядно иллюстрирующие соединение двух одинаковых концов «лишней» хромосомы исходного первичного трисомика при образовании «лишних» хромосом вторичных трисомиков. Так, на рисунке 60 изображены «лишние» хромосомы первичных трисомиков 1·2 и 9·10 и лишние хромосомы вторичных трисомиков 1·1, 2·2, 9·9, 10·10, которые состоят из двух одинаковых концов «лишней» хромосомы исходного первичного трисомика, что особенно ясно видно у вторичного трисомика 10·10 (см. рис. 60, II).

Кроме первичных и вторичных трисомиков, у *D. stramonium* были найдены еще и «третичные» трисомики, которые совмещали в себе некоторые признаки двух различных первичных трисомиков.

При цитологическом изучении редукционного деления у третичных трисомиков было обнаружено образование пентавалента, состоящего из пяти хромосом вместо обычных для трисомиков тривалентов. Эти своеобразные особенности третичных трисомиков объясняются тем, что их «лишняя» хромосома состоит из концов дополнительных хромосом двух разных первичных трисомиков: 1·2 и 9·10 у первичных трисомиков и 1·9 у третичного трисомика. «Лишняя» хромосома такого третичного трисомика одним концом (1) присоединяется к биваленту, образуемому хромосомами 1·2, а другим (9) — к биваленту, образуемому хромосомами 9·10, что и приводит к появлению пентавалента 1·2—2·1—1·9—9·10—10·9. Наличие у третичных трисомиков некоторых признаков двух различных первичных трисомиков, определяемых генами, расположенными в тех участках «лишних» хромосом первичных трисомиков, которые входят в состав «лишней» хромосомы третичного трисомика, вполне понятно.

Третичные трисомики были найдены Блексли в потомствах от скрещивания далеких географических рас *D. stramonium* и в потомствах растений, подвергшихся облучению γ -лучами. Это объясняется тем, что у некоторых географических рас *D. stramonium* строение некоторых хромосом различно и есть хромосомы, заключающие различные сочетания концов (участков). Например, 1·2 и 9·10 у одной расы и 1·9 и 2·10 у другой расы, а под воздействием γ -лучей такие же взаимные транслокации концов (участков) заново происходят между некоторыми хромосомами. Если такие хромосомы с новыми сочетаниями концов оказываются добавленными в виде лишних к диплоидному набору с «нормальным» сочетанием концов, то это приводит к появлению третичных трисомиков.

В настоящее время значительное количество различных трисомиков получено и изучено (помимо *D. stramonium*) у кукурузы, пшеницы, томатов, дрозофилы, человека и др.

Анеуплоидия у аллополиплоидов. Существенное значение использование различных анеуплоидов имеет в селекции ряда алло-

полиплоидных видов и в первую очередь в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*)¹ и табака (*Nicotina tabacum*). Дело в том, что в гаплоидные наборы хромосом аллополиплоидов всегда входит несколько (два, три и больше) гомеологических наборов хромосом (наборы хромосом тех исходных видов, от скрещивания которых с последующим удвоением числа хромосом у гибридов произошли соответствующие аллополиплоиды).

Гомеологические хромосомы из различных наборов (x), входящих в общий гаплоидный набор (n) аллополиплоида, настолько отличаются друг от друга, что при обычных условиях не коньюгируют друг с другом и заключают много генов, существенно отличающихся друг от друга. Но вместе с тем гомеологические хромосомы различных наборов еще настолько сходны друг с другом (заключают так много сходных генов), что при полной элиминации определенной хромосомы одного набора (выпадение единственной хромосомы определенного типа в гаплоидном поколении или двух гомологичных хромосом в диплоидном поколении) гомеологичные хромосомы в какой-то мере способны компенсировать такую потерю и обеспечивают сохранение жизнеспособности у нуллизомиков и у спор с недостачей одной из хромосом.

Благодаря этому у аллополиплоидов, с одной стороны, образуется много различных разновидностей первичных трисомиков, так как каждая из хромосом их общего гаплоидного набора хромосом (n) может дать начало особенному трисомику (в отличие от автополиплоидов) и, с другой стороны, не только трисомики и тетрасомики, но и моносомики и нуллизомики достаточно жизнеспособны и fertильны и могут быть успешно использованы в селекции.

Как уже было отмечено выше, *Triticum aestivum* ($2n=42$) относится к аллогексаплоидам и произошла в результате последовательных скрещиваний (с последующим удвоением числа хромосом у гибридов) трех диплоидных, 14 хромосомных видов — *T. monococcum*, *Aegilops speltoides* и *A. squarrosa* и заключает в своем общем гаплоидном наборе хромосом (n) три семерки гомеологических хромосом (x), происходящих от гаплоидных наборов хромосом ее исходных диплоидных родительских видов.

В гаплоидном наборе хромосом *T. aestivum* набор от *T. monococcum* (7 хромосом) обозначается *A*, хромосомы, происходящие от *A. speltoides* — *B* и от *A. squarrosa* — *D*. В пределах этих наборов хромосомы обозначаются цифрами, в порядке их убывающей величины — 1*A*, 2*A*, 3*A*, ..., 1*B*, 2*B*, 5*B*, ..., 1*D*, 2*D*, 3*D*, ... и т. д. (хотя сохранилось еще и старое обозначение, располагающее все хромосомы *T. aestivum* в порядке их убывающей величины цифрами 1, 2, 3, 4, ..., 20, 21).

Хромосомы 1*A* и 1*A*, 2*A* и 2*A* и т. д. гомологичны друг другу, в первом делении мейозиса попарно соединяются между собой и

¹ В современной системе все гексаплоидные пшеницы объединены в один вид — *Triticum aestivum*, а выделявшиеся ранее виды (*T. vulgare* и т. д.) рассматриваются в качестве подвидов.

образуют биваленты, в то время как хромосомы 1A и 1B, 2B и 2D, 3A и 3D и т. д., гомеологичные друг другу, в нормальных условиях не соединяются и не образуют между собой хиазм. В результате у *T. aestivum* в мейозе образуется 21 бивалент, а поливаленты (триваленты и т. д.) отсутствуют. Больше того, даже у гаплоидов в отсутствие гомологичных партнеров гомеологичные хромосомы очень редко соединяются между собой и в мейозисе у гаплоидов обычно образуется от 1 до 3 бивалентов.

В то же время у амфигаплоидных гибридов между исходными формами *T. aestivum* наблюдается сравнительно хорошая парность и образуется от 3 до 7 бивалентов, что говорит о том, что у *T. aestivum* есть какие-то особые условия, препятствующие парности гомеологических хромосом.

При опылении растений мягкой пшеницы (*T. aestivum*) сорта Чайназ Спринг пыльцой ржи (*Secale cereale n=7*) в F_1 , среди 105 растений Сирс (Sirs, 1939) обнаружил 2 гаплоида, из которых один был бесплодный, а другой при опылении пшеницей завязал 14 семян и при опылении рожью — 9. Из 14 семян, полученных от опыления гаплоида пшеницей, было выращено 13 растений, из которых 4 оказались диплоидами ($2 n=42$), 7 — трисомиками ($2 n=41$) и 2 — нуллизомиками ($2 n=40$).

Нуллизомики не оставили потомства, а от трисомиков Сирс получил 17 различных моносомиков — 11 для хромосом геномов A и B и 6 для генома D.

Позднее на основе этих трисомиков были получены сначала моносомики, а потом и нуллизомики для всех хромосом гаплоидного набора хромосом *T. aestivum*.

Жизнеспособность и фертильность нуллизомиков, конечно, были значительно ниже, чем у 42-хромосомной пшеницы. Но все же они были достаточно высоки для обеспечения возможности сохранения нуллизомиков.

Из 21 нуллизомика *T. aestivum* 3 образуют нежизнеспособные женские гаметы, а 7 — нежизнеспособные мужские гаметы. Сохранение этих нуллизомиков возможно только путем возвратных скрещиваний с соответствующими моносомиками. Остальные нуллизомики сохраняются путем самоопыления их.

Нуллизомики *T. aestivum* подразделяются на семь групп, причем в состав каждой группы входят 3 нуллизомика, которые по многим признакам сходны между собой и отличаются друг от друга значительно меньше, чем от всех остальных. Эти особенности нуллизомиков зависят от того, что разновидности гомеологических хромосом, которые отсутствуют у каждого из трех нуллизомиков, входящих в одну группу, все же во многом сходны между собой и благодаря этому отсутствие их вызывает примерно одинаковое изменение свойств у всех трех нуллизомиков.

Внешний вид колосьев 21 нуллизомика и 42-хромосомной формы Чайназ Спринг показан на рисунке 62, где колосья трисомиков, входящих в одну группу, помещены рядом.

Подробное изучение признаков и свойств различных нуллизо-

миков позволило получить много ценных сведений о том, какие гены расположены в утраченных хромосомах и как их полная потеря или уменьшение относительного количества (в тех случаях, когда такие же гены есть в сохраняющихся гомеологических хромосомах) отражаются на изменении тех или иных морфологических признаков и физиологических свойств нуллизомиков. Так, при изучении нуллизомиков по хромосоме 5B было установлено, что у гаплоидов, полученных у таких нуллизомиков, образуется 3—4 бивалента, а у гибридов, полученных путем скрещивания этих нуллизомиков с *T. monococcum*, наблюдается высокая парность. На этом основании было сделано заключение, что в хромосоме 5B расположены гены (или один ген), устраниющие парность гомеологических хромосом, и не препятствующие парности гомологичных хромосом, и высказано предположение, что эти гены усиливают связь гистонов с ДНК и тем самым затрудняют конъюгацию гомеологических хромосом. Предполагается, что эти гены (этот ген) появились под действием естественного отбора как фактор, устранивший образование поливалентов и повышающий плодовитость «сырых» аллополиплоидов, и аналогичные гены должны были появиться и быть закреплены естественным отбором и у других аллополиплоидных видов.

При изучении нуллизомиков по хромосоме 3B, напротив, было обнаружено значительное понижение парности хромосом и резкое увеличение числа унивалентов (асиндез), которое даже использовано для получения новых моносомиков и нуллизомиков. В связи с этим высказано предположение, что в хромосоме 3B расположены гены (или ген), повышающие общую тенденцию в парности и в какой-то мере уравновешивающие действие генов, расположенных в хромосоме 5B.

Нуллизомические формы также могут быть успешно использованы для замещения одной пары хромосом определенного сорта или разновидности парой гомологических хромосом другого сорта

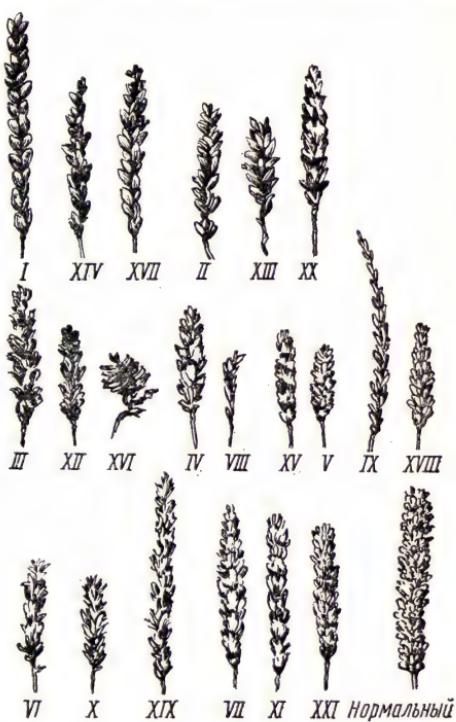


Рис. 62. Колосья 21 нуллизомика пшеницы, распределенные по семи группам — 3 колоса в каждой в соответствии с гомеологией утраченных хромосом (по Сирсу) (пояснения в тексте)

или разновидности, например обладающих повышенной устойчивостью к некоторым грибным болезням, контролируемой генами, расположенными в этой паре хромосом, путем соответствующей системы скрещиваний.

Существенное значение различные формы анеуплоидии имеют также и в генетике и селекции табака. Как известно, *N. tabacum* ($2n=48$) — аллополиплоид, произошел в результате удвоения числа хромосом у аллогаплоидного гибрида между *N. tomentosa* ($2n=24$) и *N. sylvestris* ($2n=24$). В связи с этим трисомики и моносомики у *N. tabacum* достаточно жизнеспособны и обладают такой степенью fertильности, которая позволяет широко использовать их в генетических исследованиях и в селекционной работе.

Для выделения различных анеуплоидов у табака используются потомства триплоидов и потомства от скрещивания нормальных диплоидов с формой, имеющей резко выраженный асинапсис. Она образует только 11 бивалентов («pale sterile») и выделяет spontанно появляющихся анеуплоидов.

Таким путем у *N. tabacum* получены все 24 возможных моносомика. При помощи трисомиков 18 генов были локализованы в 9 хромосомах *N. tabacum*. Успешно используются трисомики и в селекции этого вида.

Различные типы трисомиков имеют существенное значение для успешного решения ряда важных вопросов теории и практики. Трисомики широко используются в генетике при изучении законов наследования и развития пола, взаимодействия генов и баланса генов, уточнения локализации групп сцепления в строго определенных хромосомах и т. д. Вместе с тем трисомики успешно используются в селекции для облегчения и ускорения переноса отдельных генов из одного генома в другой и в медицине при изучении ряда наследственных болезней (см. гл. 13).

ГЛАВА 8

ГЕНЕТИКА ПОЛА

Половое размножение, очень широко распространенное в природе, связано с формированием гамет — мужских и женских гаплоидных половых клеток, которые, соединяясь между собой в процессе оплодотворения, дают начало диплоидным клеткам — зиготам.

Возникающее из зигот диплоидное поколение в одних случаях раздельнополо и каждый диплоидный организм образует только мужские или только женские гаметы (только мужские споры — микроспоры, или только женские — макроспоры у растений). В других случаях диплоидные организмы гермафродитны и образуют как мужские, так и женские гаметы (споры).

Раздельнополость чаще встречается у животных, а гермафродитность у растений, хотя вместе с тем есть немало раздельнополых растений и гермафродитных животных.

Формирование того или иного пола определяется химическими веществами типа гормонов, образование которых наследственно обусловлено. Так, у позвоночных животных образуются половые гормоны: женский — эстрон ($C_{18}H_{23}O_2$) и мужской — андростерон ($C_{19}H_{30}O_2$).

Определение пола. У диплоидных организмов обычно наследственно обусловлена двойственность — способность к формированию признаков и свойств как женского, так и мужского пола, но одна из этих тенденций преобладает и проявляется, в то время как другая подавляется и проявляется только при условиях, исключающих возможность проявления основной тенденции. Так, у старых самок жаб после отмирания женских половых желез начинается вторичное развитие зачаточных мужских половых желез и такие переродившиеся самки в конце концов приобретают способность функционировать в качестве самцов, но потомство, возникающее от скрещивания их с нормальными самками, состоит только из самок. В этом случае выявление подавленной мужской половой тенденции происходит после разрушения женских половых желез, сформировавшихся под влиянием основной половой тенденции.

Пол организма зависит от взаимодействия наследственной основы, полученной организмом от родителей, с условиями внешней среды, в которой происходит развитие организма. Это определение пола осуществляется у разных живых организмов на различных ступенях индивидуального развития.

Различные формы определения пола. Существует три формы определения пола. *Програмное*, когда пол определяется еще до оплодотворения, т. е. когда характер женской половой клетки предопределяет пол потомства. *Сингамное* — пол определяется в момент оплодотворения. *Эпигамное* — пол определяется после оплодотворения под влиянием внешних условий. Програмное и сингамное определение пола встречается чаще.

У раздельнополых организмов в природных условиях процентное соотношение особей разного пола примерно одинаковое. Наследственная регуляция такого равенства численности особей разного пола осуществляется несколькими путями. Один из наиболее распространенных способов связан с половыми хромосомами. Существует четыре основных типа регуляции пола при помощи половых хромосом.

XY-тип, при котором женский пол имеет две женские половые хромосомы *XX* и гомогаметен (образует гаметы одного типа — *X*), а мужской пол имеет одну мужскую половую хромосому — *Y*, отличающуюся от *X*-хромосомы по величине и форме, и гетерогаметен (образует гаметы двух типов — *X* и *Y*).

XO-тип — женский пол имеет две *X*-хромосомы, а мужской только одну *X*-хромосому.

ZW-тип — женский пол имеет одну женскую половую хромосому *W* и одну отличающуюся по величине и форме от *W* мужскую половую хромосому *Z* и является гетерогаметным, а мужской пол имеет две мужских половых хромосомы *Z* и гомогаметен.

ZO-тип — женский пол имеет только одну *Z*-хромосому и гетерогаметен, а мужской — две *Z*-хромосомы и гомогаметен.

Тип *XY* встречается у многих насекомых и млекопитающих и у большей части двудомных покрытосеменных растений, для которых известны половые хромосомы.

XO-тип характерен для насекомых и млекопитающих, а среди растений для *Dioscorea sinnuata*.

ZW-тип имеется у некоторых рыб, всех изученных бабочек и птиц, а из растений известен только у клубники (*Fragaria elatior*).

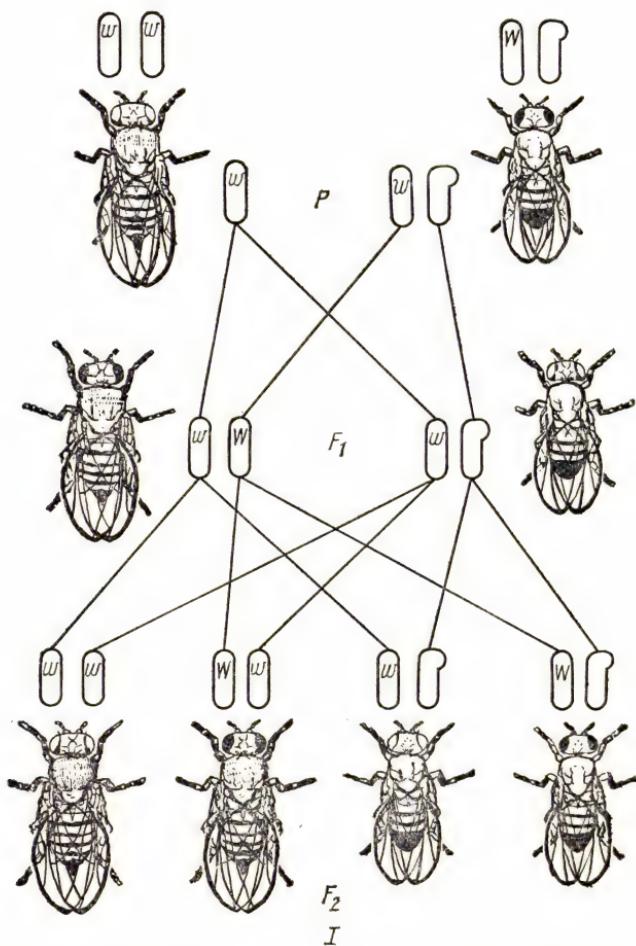
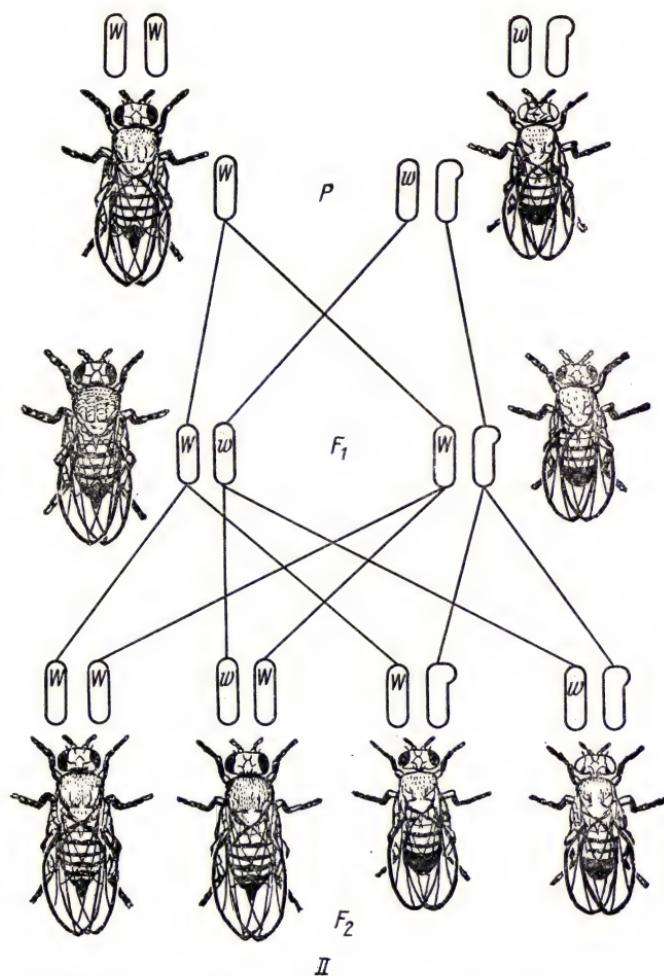


Рис. 63. Схема скрещивания (по Моргану): *I* — красноглазого самца *Drosophila*

ZO-тип известен только у живородящей ящерицы *Lacerta viripara* с о-ва Сахалин. У типов *XY* и *XO* определение пола сингамное и зависит от генотипа спермия, а у типов *ZW* и *ZO* определение программное и зависит от генотипа яйцеклетки.

Сцепленное с полом наследование. Гены, расположенные в половых хромосомах, дают своеобразное наследование, известное как *сцепление с полом*. Но характер сцепленного с полом наследования довольно существенно различается в зависимости от типа половых хромосом и от того, в каких половых хромосомах и в каких участках половых хромосом расположены изучаемые гены.

Примером сцепленной с полом наследственности у организмов с *XY*-типом половых хромосом может быть наследование гена *W*,



melanogaster с белоглазой самкой; II — белоглазого самца с красноглазой самкой

расположенного в X -хромосоме *D. melanogaster* и определяющего окраску глаз (доминантный ген W определяет красную окраску глаз, а его рецессивный аллелеморф w — белую).

Если самку *D. melanogaster* с белыми глазами и генотипом ww скрестить с самцом, имеющим красные глаза и генотип W (так как ген W имеется только в хромосоме X и отсутствует в хромосоме Y), то в F_1 все самцы будут иметь белые глаза (свою единственную X -хромосому они получат от матери, у которой X -хромосомы заключают ген w), а все самки — красные глаза, так как одну из своих X -хромосом они должны получить от отца, единственная X -хромосома которого заключает доминантный ген W . В F_2 половина самок имеет белые глаза, а другая половина — красные; так же и среди самцов, что хорошо соответствует распределению в F_2 «отцовских» и «материнских» X -хромосом исходных особей (рис. 63, I).

Таким образом, доминантный ген, расположенный в X -хромосоме самца (в данном случае ген W), передается от отца к дочерям и от них к внукам и孙女кам.

Иначе обстоит дело в тех скрещиваниях, где мать гомозиготна по гену W и имеет красные глаза, а отец заключает ген w и имеет белые глаза (рис. 63, II).

В этих случаях все гибриды F_1 как самцы, так и самки имеют красные глаза, но самки гетерозиготны и являются носительницами рецессивного гена w . В F_2 половина самцов имеет белые глаза, а половина самок — носительницы рецессивного гена w .

Таким образом, рецессивный ген, расположенный в X -хромосоме самца (в данном случае ген w), передается от отца через дочерей-носительниц к внукам.

У *D. melanogaster* есть резкая разница между самцами и самками в отношении возможности осуществления кроссинговера. У самок, как сказано выше, кроссинговер происходит совершенно свободно как в аутосомах, так и в половых хромосомах. У самцов дело обстоит совсем иначе. Первоначально считалось, что у самцов *D. melanogaster* кроссинговер совсем не происходит, но позднее было установлено, что происходит, но очень редко (с частотой приблизительно 1 на 10 000 между аутосомами и 1 на 3000 между X -хромосомой и Y -хромосомой).

В отличие от X -хромосомы, для которой у *D. melanogaster* обнаружено много десятков генов, для Y -хромосомы обнаружен только один ген. Это ген b (*bobbed*) — «короткощетинковость», контролирующий укорочение щетинок на голове и спине и расположенный в нижнем конце X -хромосомы и в Y -хромосоме. Как сказано выше, у самцов с очень низкой частотой (1 на 3000) происходит кроссинговер между X -хромосомой и Y -хромосомой, приводящий к обмену доминантным и рецессивным аллелеморфами гена B и b (*bobbed*) между этими хромосомами. В отличие от X -хромосомы Y -хромосома заключает очень мало генетически активного материала и генетически почти пустая.

Балансовая гипотеза определения пола. В связи с генетической

пустотой Y -хромосомы возник вопрос, может ли соотношение между генетически активной X -хромосомой и генетически почти пустой Y -хромосомой определять пол организма? И где в генетически почти пустой Y -хромосоме расположены наследственные факторы, определяющие формирование первичных и вторичных половых признаков? Дать исчерпывающий ответ на эти вопросы затруднительно. В связи с этим была предложена гипотеза, принимающая,

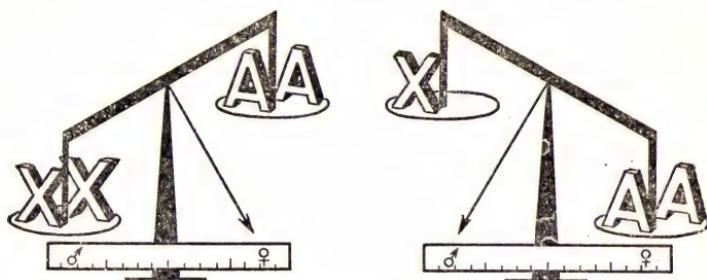


Рис. 64. Схематическое изображение механизма определения пола у *Drosophila melanogaster* в форме весов, на которых 2 X -хромосомы перетягивают 2 набора аутосом в сторону женского пола, а 2 набора аутосом против одной X -хромосомы перетягивают чашу весов в сторону мужского пола (по Сирбу и Овену)

что наследственные факторы, обуславливающие тенденцию к образованию мужского пола, расположены в аутосомах, в то время как наследственные факторы, определяющие образование женского пола — в X -хромосомах и что формирование мужского пола зависит не от соотношения между X и Y -хромосомами, а от соотношения между X -хромосомами и аутосомами. Эта гипотеза баланса X -хромосом и аутосом получила широкое экспериментальное подтверждение главным образом в опытах, связанных с изучением различных трисомиков и моносомиков и в настоящее время пользуется всеобщим признанием.

Опыты по изучению сексуальности трисомиков и моносомиков у *D. melanogaster* дали следующие результаты. В тех случаях, когда отношение числа X -хромосом к числу полных наборов аутосом X/A равно 1, формируются нормальные самки. Если отношение X/A равно $1/2$, то возникают нормальные самцы. При соотношениях X/A , промежуточных между 1 и $1/2$, образуются так называемые интерсексы, занимающие промежуточное положение между самцами и самками. Отношения X/A , превышающие 1, приводят к появлению так называемых сверхсамок, у которых признаки женского пола переразвиты, в то время как соотношения X/A , меньшие, чем $1/2$, приводят к формированию сверхсамцов, у которых переразвиты признаки мужского пола. Условно графически влияние изменения отношения X/A на сексуальные свойства показано на рисунке 64, а также в таблице 3.

Взаимоотношение между наборами хромосом и проявлением половых свойств

Набор хромосом, выраженный в X-хромосомах и наборах аутосом	Отношение X/A	Половой тип
3Х2А	1,5	Сверхсамка
4Х3А	1,33	»
4Х4А	1	Тетраплоидная самка
3Х3А	1	Триплоидная самка
2Х2А	1	Диплоидная самка
3Х4А	0,75	Интерсекс
2Х3А	0,67	Интерсекс
1Х2А	0,5	Самец
2Х4А	0,5	»
1Х3А	0,33	Сверхсамец

Данные табл. 3 говорят сами за себя. К ним можно добавить, что мухи с двумя наборами аутосом и одной X-хромосомой и не имеющие Y-хромосом — по внешнему виду нормальные самцы, но совершенно стерильны. Из этого следует, что хотя Y-хромосома у *D. melanogaster* не влияет на формирование характерных особенностей мужского пола, но ее присутствие все же необходимо для обеспечения нормальной fertильности самцов.

Y-хромосома как определитель пола. Такое влияние соотношения количества X-хромосом и аутосом на проявление мужского и женского пола наблюдается не у всех организмов с половыми хромосомами типа XY. Так, у человека, с 46 хромосомами и половыми хромосомами типа XY (рис. 65), организмы, обладающие 3Х-хромосомами (трисомики по X-хромосоме), обычно имеют не усиленное, а ослабленное выражение признаков женского пола. Для них характерны недоразвитие яичников, гипоплазия матки и некоторая умственная отсталость. Больше того, организмы с двумя X-хромосомами и одной Y-хромосомой («синдром Клейнфельтера XXY) и организмы с тремя или четырьмя X-хромосомами и одной Y-хромосомой («сверхклейнфельтер» XXXY и XXXXY) все бывают мужскими и образуют мужские гонады.

Все это очень убедительно говорит о том, что у человека Y-хромосома играет решающую роль для формирования мужского пола.

При изучении Y-хромосомы человека установлено, что она состоит из двух участков: гомологичного с соответствующим участком X-хромосомы и негомологичного X-хромосоме.

В Y-хромосоме обнаружено довольно много генов: 9 в участке, гомологичном с X-хромосомой, и 5 в участке, негомологичном с X-хромосомой (рис. 95). Вполне естественно, что в хромосоме, заключающей такое количество различных генов, есть и наследственные факторы, определяющие формирование мужского пола.

Примерно такое же строение Y-хромосомы обнаружено и у растения дрема (*Melandrium album*), которое имеет 24 хромосомы

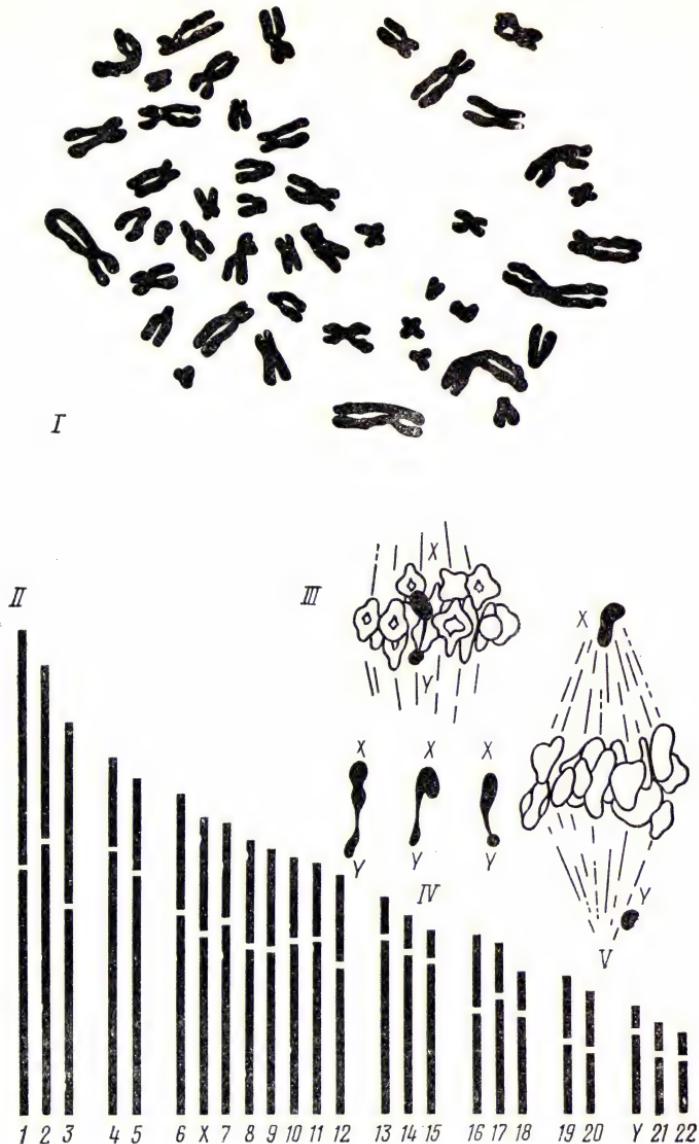


Рис. 65. Хромосомы мужчины (по Мюнцзингу). I — метафазная пластинка клетки с 46-хромосомами; II — кариограмма хромосом человека; III — пары хромосом в первой метафазе мейоза. Видна пара половых хромосом (черные), окруженная парами аутосом (белые); IV — три пары половых хромосом, состоящие из маленькой Y-хромосомы и более крупной X-хромосомы, V — X и Y-хромосомы уже разъединились и отошли к противоположным полюсам

($2n$), в том числе пару половых XY (рис. 66), где Y -хромосома значительно больше X -хромосомы.

При генетическом изучении половых хромосом этого растения было установлено, что X -хромосома состоит из двух участков: негомологичного и гомологичного с Y -хромосомой. В последнем образуются хиазмы и происходит обмен генами между X и Y -хромосомами.

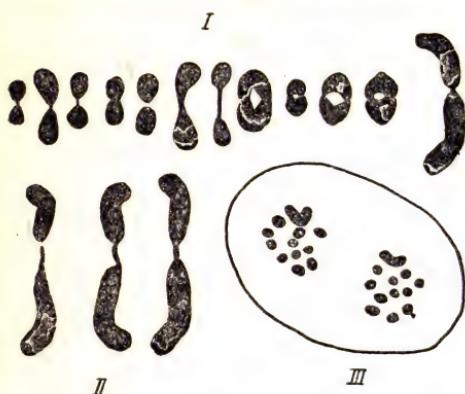


Рис. 66. Хромосомы в мейозе у мужского растения *Melandrium album*. I — первая метафаза, 12 пар хромосом расположены в ряд, справа — половые; II — три пары половых хромосом из разных клеток; X -хромосома (сверху) меньше, чем Y -хромосома; III — вторая метафаза, в каждой группе 11 аутосом; одна более крупная половая хромосома (по Вестернгарду)

Y -хромосомы. Женскими могут быть только растения с четырьмя X -хромосомами ($XXXX$), а все остальные сочетания половых хромосом ($XXXY$, $XXYY$) приводят к развитию мужских растений.

Вместе с тем у ряда раздельнополых растений (например, копропля) и некоторых животных морфологически различных половых хромосом нет, но пол наследственно обусловлен, число самцов и самок равное.

Эволюция половых хромосом. Рядом исследователей предложена гипотеза о постепенной эволюции половых хромосом XY -типа, начинающейся с наследственно уже дифференцированных, но морфологически еще неразличимых половых хромосом и заканчивающейся полной потерей Y -хромосом, приводящей к половым хромосомам типа XO . Этот процесс чисто морфологически можно довольно хорошо проследить у насекомых на ряде видов различных родов (рис. 68). В ходе его происходит не только односторонняя редукция Y -хромосомы, но одновременно идет также частичная редукция X -хромосомы, и специализация X и Y -хромосом, в результате чего и возникают негомологичные (дифференцированные) участки X и Y -хромосом.

До тех пор пока редукция Y -хромосомы не зашла слишком

Y -хромосома в свою очередь состоит из двух участков: гомологичного с X -хромосомой и негомологичного с X -хромосомой, причем этот последний в свою очередь можно подразделить на 3 части. При выпадении первой части формируются гермафродитные растения, при выпадении второй — женские, и, наконец, при выпадении третьей — мужские растения с abortивными пыльниками (см. рис. 67).

Важно отметить, что у тетраплоидных форм *M. album*, имеющих 44 аутосомы и 4 половые хромосомы, пол растений зависит не от соотношения между хромосомами и аутосомами, а от того, есть или нет

далеко и в ней сохраняется еще достаточное количество наследственно активного материала, эта хромосома продолжает сохранять решающую роль в определении развития мужского пола. При далеко зашедшей редукции Y -хромосомы, когда в ней почти не остается наследственно активного материала, и после полного исчезновения Y -хромосомы (XO -тип) гены, определяющие развитие в направлении мужского пола, распределяются в аутосомах и решающее значение для формирования мужского пола приобретает количественное соотношение между аутосомами и X -хромосомами.

В случае ZW -типа половых хромосом процесс постепенной редукции W -хромосомы при переходе к ZO -типу происходит, по-видимому, как и в случае XY -типа половых хромосом, но в этом случае проследить его достаточно подробно пока не удалось. Однако наследование некоторых при-

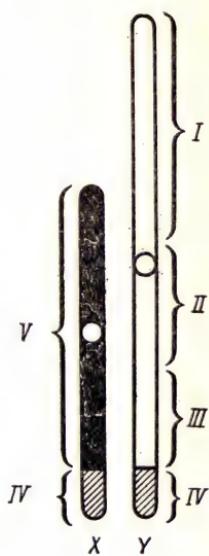


Рис. 67. Схема строения половых хромосом у *Melandrium album*. Гомологичные участки заштрихованы. Черный участок присутствует только в X -хромосоме, белый — только в Y -хромосоме. Участок I содержит гены, влияющие на женские органы; участки II и III определяют строение пыльников. Наследование генов участков I, II и III сцеплено с Y -хромосомой, генов участка V сцеплено с X -хромосомами, а гены участка IV сцеплены с X - или Y -хромосомой (по Вестергарду)

знаков, сцепленных с полом, и в случае ZW -типа хромосом изучено достаточно хорошо. Примером может служить характер наследования гена B (Barred — полосатый) у кур. Ген B вызывает подавление темной окраски в отдельных полосах, доминирует над своим

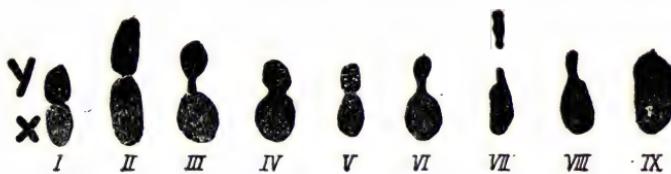


Рис. 68. Половые хромосомы различных насекомых с последовательной редукцией Y -хромосомы: I — *Onocopeltus fasciatus*; II — *Nezara hilaris*; III — *Lygaeus bicuspidatus*; IV — *Euschistus fisiilis*; V — *Thyanta custator*; VI — *Lygaeus turcicus*; VII — *Nezara viridula*; VIII — *Trirhabda*; IX — *Protenor belfragei* (по Рыжкову)

allelomорфом b , обусловливающим сплошную окраску оперения, и расположен в Z -хромосоме.

У кур гетерогаметен женский пол, имеющий половые хромосомы ZW . При скрещивании пестрой курицы B с черным петухом bb

в F_1 все курицы будут черные, так как свою единственную Z -хромосому они получат от отца, у которого Z -хромосомы заключают ген b . Петухи же все будут пестрые, так как одну из своих Z -хромосом они получат от матери, у которой ее единственная Z -хромосома заключает ген B (рис. 69).

В F_2 половина куриц получается полосатая, а другая половина — черная, так же как и петухи наполовину полосатые, наполовину — черные. В этом случае полосатое оперение от матери передается к сыновьям и от сыновей к внукам.

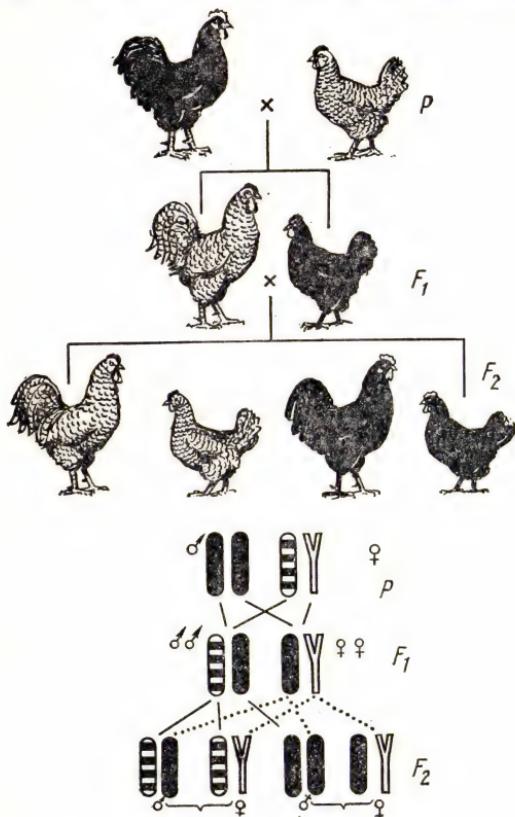
В хозяйствах, выращивающих кур ради получения яиц, такой тип скрещиваний используется в промышленных масштабах, так как он позволяет очень рано отличить по окраске оперения курочек от петушков и сохранить для дальнейшего выращивания только курочек.

Развитие мужского или женского пола зависит от сравнительно небольших различий в наборе хромосом и прибавление или потеря одной из половых хромосом может изменить тенденцию к формированию того или иного пола. При ранних делениях зиготы половые хромосомы иногда распределяются между дочерними клетками неправильно, а такое распределение приводит к появлению своеобразных организмов, называемых

Рис. 69. Схема скрещивания полосатой самки *barred* и черного самца у кур (по Крю) (пояснения в тексте)

гинандроморфами. У них одна часть тела бывает мужской, а другая женской.

Один из таких гинандроморфов у *D. melanogaster* и способ его возникновения изображены на рисунке 70. В этом случае при первом делении оплодотворенной яйцеклетки одна из X -хромосом была утеряна, что привело к возникновению сначала эмбриона, а затем и взрослой мухи, у которых одна половина тела имела две X -хромосомы и была женской, а другая — X -хромосому и была мужской. Так как утерянная хромосома заключала доминантные



аллеломорфы к генам *m* (миниатюрное тело) и *w* (белые глаза), то женская половина тела имела нормальные размеры и красный глаз, а мужская — миниатюрные размеры и белый глаз.

Гинандроморфизм может возникнуть при утре *X*-хромосомы не только при первом делении оплодотворенной яйцеклетки, но также и при одном из последующих делений зиготы. Вполне естественно,

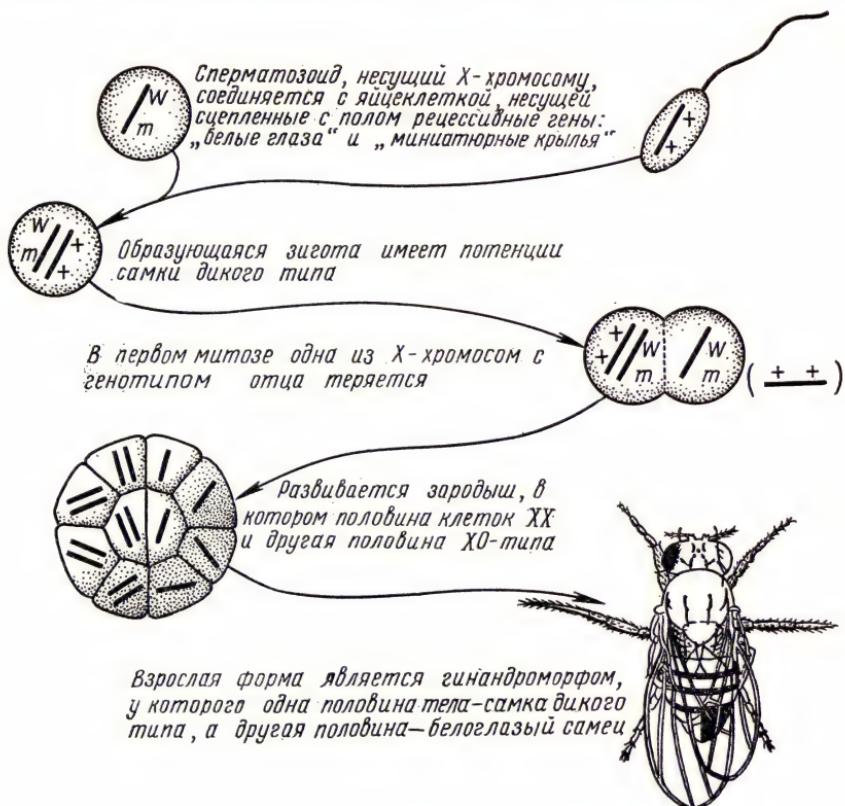


Рис. 70. Происхождение гинандроморфизма у *Drosophila melanogaster* и фенотипическое проявление некоторых признаков, сцепленных с полом (по Сирбу и Овену)

что в этих случаях измененные участки, например мужские с белыми глазами и миниатюрным телом, как в рассмотренном выше случае, будут равны не половине тела муши, а значительно меньшей доле этого тела.

Опыты с гинандроморфами интересны в том отношении, что они показывают высокую степень автономности пола и некоторых других наследственных признаков. Участки организма, обладающие генотипом, способным обусловить формирование этих признаков (мужской пол, белая окраска глаз, миниатюрное тело и т. д.),

обеспечивают полное фенотипическое проявление их. Это происходит, несмотря на совокупное влияние всего остального организма, обладающего клетками, генотип которых явно не соответствует фенотипическому выявлению этих признаков.

Наряду с этим у *D. melanogaster* обнаружены гены, способные резко изменять пол организма, казалось бы устойчиво закрепленный соотношением количества *X*-хромосом и аутосом. Так, рецессивный ген «*transformer*» (*tr*), расположенный в III хромосоме, находясь в гомозиготном состоянии, превращает диплоидных самок, имеющих две *X*-хромосомы, в стерильных самцов. Весьма вероятно, что у многих других организмов есть гены с действием, аналогичным действию гена *tr* у *D. melanogaster*.

Определение пола может быть основано не только на различных сочетаниях половых хромосом. Существует еще и другая форма, основанная на кратном изменении основного набора хромосом — аренотокия. Так, у пчел, ос, наездников самцы гаплоидны, а самки диплоидны. У медоносной пчелы самки имеют 32 хромосомы ($2n$) и бывают двух типов: многочисленные, недоразвитые, стерильные самки — рабочие пчелы и немногочисленные (одна на семью) плодовитые самки — матки. Самцы — трутни имеют только 16 хромосом и развиваются из неоплодотворенных яиц.

Рабочие пчелы строят ячейки сот различных размеров: одни большие, а другие несколько меньше, и самки откладывают в маленькие ячейки оплодотворенные яйца, из которых развиваются рабочие пчелы, а в большие ячейки неоплодотворенные яйца, из которых развиваются трутни. Таким образом, количество трутней регулируют рабочие пчелы, изменяя количество крупных ячеек в соответствии с потребностью пчелиной семьи в новых самцах.

При сперматогенезе у трутней мейозис имеет abortивный характер — во время I деления происходит деление только цитоплазмы, а ядро и хромосомы не делятся и из двух дочерних клеток только одна заключает ядро. Вследствие этого уменьшение числа хромосом вдвое при образовании мужских половых клеток не происходит, и ядра спермии имеют такое же число хромосом, как и ядра сперматогоний. Спермии имеют такое же число хромосом и такой же генотип, как и образующий их самец. (Если, конечно, не считать спонтанного удвоения числа хромосом, происходящего в клетках многих тканей трутней.) В связи с этим некоторые генетики даже называют трутней «персонафицированными гаметами».

Определение пола у низших организмов. У низших растений — грибов и водорослей диплоидное поколение, как правило, развито очень слабо, а в гаплоидном морфологическая дифференциация гамет выражена слабо или даже совсем отсутствует и часто бывает очень трудно решить, какие гаметы следует считать женскими, какие мужскими. Поэтому половые группы гамет (или мицелиев) обозначаются не как мужские и женские, а «+» и «—» и называются не половыми, а соединительными группами. Как правило соединение и последующее слияние гамет происходит только между гаметами разных соединительных групп («+» и «—»).

У водорослей сближение и слияние гамет происходит под влиянием особых веществ — гамонов, которые выделяются гаметами «+»-группы.

Большинство грибов и водорослей обладает биполярной бисексуальностью и образует гаметы двух различных типов («+» и «—»), формирование которых определяет одна пара наследственных факторов соединительных типов *A* и *a*. Но у некоторых высших грибов (в основном у базидиальных) обнаружена не одна, а две пары факторов соединительных типов — *A* и *a*, *B* и *b*, причем образование плодовых тел возможно только в тех случаях, когда соединяющиеся мицелии отличаются друг от друга по обеим парам соединительных факторов: *AB* и *ab* или *Ab* и *aB*. Такие грибы называются тетраполярными.

Установлено, что у многих тетраполярных грибов в каждой паре факторов соединительных типов не два аллеля — *Aa* или *Bb*, а значительное количество аллеломорфных факторов: *A₁*, *A₂*, *A₃*, *A₄* и т. д. или *B₁*, *B₂*, *B₃*, *B₄* и т. д. При этом выяснилось, что разница соединяющих мицелиев по этим аллеломорфам вполне достаточна для обеспечения образования плодовых тел. При соединении пар мицелиев *A₁B₁* и *A₂B₂*, *A₃B₃* и *A₂B₂* и т. д. имеет место образование нормальных плодовых тел.

Существование значительного количества аллеломорфных факторов соединительных типов у тетраполярных грибов, конечно, значительно расширяет возможности комбинаторики различных форм этих грибов в природных условиях. Вместе с тем существование большого количества таких аллеломорфных факторов делает сближение и аналогию между полами у высших растений и животных и соединительными группами у водорослей и грибов в значительной мере условными.

ГЛАВА 9

МУТАЦИИ

Мутациями называются наследственные изменения, которые обычно возникают внезапно и имеют скачкообразный характер, откуда и происходит их название (лат. *mutatio* — изменение, перемена).

Отдельные мутации известны науке уже давно, и Ч. Дарвин в своей книге «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» описал значительное количество мутаций, которые он называл «единичными изменениями» или «спортами». Среди описанных Дарвином мутаций были крупные и хорошо заметные мутации: «канконские» овцы с очень короткими ногами и «мошанские» овцы с длинной, гладкой, прямой и шелковистой шерстью, и очень малые мутации, которые можно заметить и выделить только при самом тщательном наблюдении.

Мутационная теория де Фриза. Однако систематическому и широкому изучению мутаций положили начало только исследования

голландского ученого Гуго де Фриза (de Vries), начало которых относится к 1880 г.

Свои исследования де Фриз проводил с растением из семейства онагриковых *Oenothera lamarckiana* (ослиник Ламарка), происходящим из Америки, но одичавшим и широко распространившимся

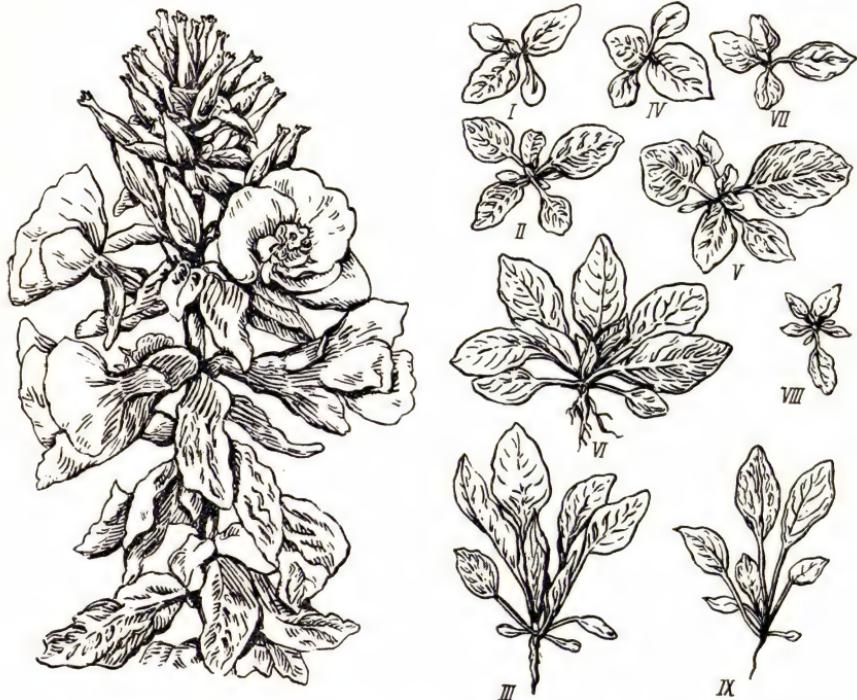


Рис. 71. Проростки *Oenothera lamarckiana* (I—III); *O. gigas* (IV—VI) и *O. rubrinervis* (VII—IX) в различном возрасте (по Де-Фриз)

в Голландии. В зарослях одичавшей энотеры де Фриз собрал исходный материал для своих исследований, которые затем проводил в течение многих десятков лет. Ежегодно он выращивал несколько тысяч растений энотеры, тщательно изучал их, выделял уклоняющиеся растения, собирая с них семена, и затем проверял, в какой мере свойственные этим растениям уклонения передавались потомству.

В 1901 г. на съезде немецких естествоиспытателей и врачей в Гамбурге де Фриз изложил результаты своих исследований в докладе, называвшемся «Теория мутаций. Мутации и мутационные периоды в происхождении видов». В этом докладе де Фриз сообщил, что при многолетнем изучении потомства немногих исходных растений *Oenothera* он ежегодно обнаруживал ряд резко уклоняющихся растений, которые полностью передавали все своеобразные

особенности семенному потомству. Де Фриз назвал такие уклоняющиеся растения мутациями и привел описание характерных особенностей ряда мутаций. Так, мутация, названная *laevisfolia*, отличается гладкими узкими и длинными листьями, *brevistylis* имеет короткие столбики, рыльца которых достигают только края чашечки, *nanella* является карликом и достигает в высоту только 20—30 см, что составляет меньше $\frac{1}{4}$ высоты исходной формы. В то же время *gigas* имеет очень крупные листья, цветки, семена и стебель вдвое более толстый, чем у *O. lamarckiana*, наконец, *ruberinervis* по высоте превосходит *O. lamarckiana*, листья у нее узкие, молодые стебли очень ломкие; характерны красные жилки на листьях и красные полоски на плодах (рис. 71). Все эти мутации стойко передают семенному потомству свои характерные особенности.

После изучения этих мутаций и ряда мутаций, полученных другими исследователями, де Фриз разделил их на три группы. Первую группу составили ретрогressive мутации, для которых характерен переход наследственного фактора из активного состояния в латентное (скрытое), в результате чего определяемый им признак фенотипически не выявляется.

К мутациям второй группы были отнесены дегрессивные мутации, когда происходит прибавление признака вследствие того, что находившиеся в латентном состоянии наследственные факторы вдруг снова становятся активными. В этом случае новое возникает за счет повторения старого, «давно забытого».

Третью группу образовали прогрессивные мутации, которые дают совершенно новые наследственные факторы, а в связи с этим и новые признаки.

Де Фриз считал, что изученные им мутации *O. lamarckiana* в большинстве случаев отличаются от своей исходной формы так же сильно, как отличаются друг от друга различные виды энотеры, и высказал предположение, что мутации в ряде случаев могут давать начало новым видам.

Де Фриз произвел тщательные поиски других видов, у которых мутации возникали бы так же часто, как у *O. lamarckiana*, но эти поиски не имели успеха. В связи с этим он высказал предположение, что в истории видов происходит чередование очень длительных межмутационных периодов, в течение которых мутации возникают крайне редко, и коротких мутационных периодов, во время которых мутации происходят очень часто, и что *O. lamarckiana* находится именно в таком, редко встречающемся, кратковременном мутационном периоде.

Исходя из этих представлений, де Фриз выдвинул мутационную «теорию» эволюции, согласно которой прогресс в мире живых существ происходит толчками. В течение тысячелетий, во время межмутационных периодов, виды находятся в состоянии покоя, но при наступлении мутационного периода у вида в течение короткого времени появляется большое количество самых разнообразных мутаций, резко отличающихся от исходной формы. Те из мутаций, которые имеют пониженную жизнеспособность и плодовитость или

плохо приспособлены к окружающим внешним условиям, погибают вскоре после своего появления. Но те, которые имеют нормальную жизнеспособность и плодовитость и вместе с тем хорошо приспособлены к окружающим условиям, сохраняются, успешно выдерживают борьбу за существование и затем вытесняют исходную

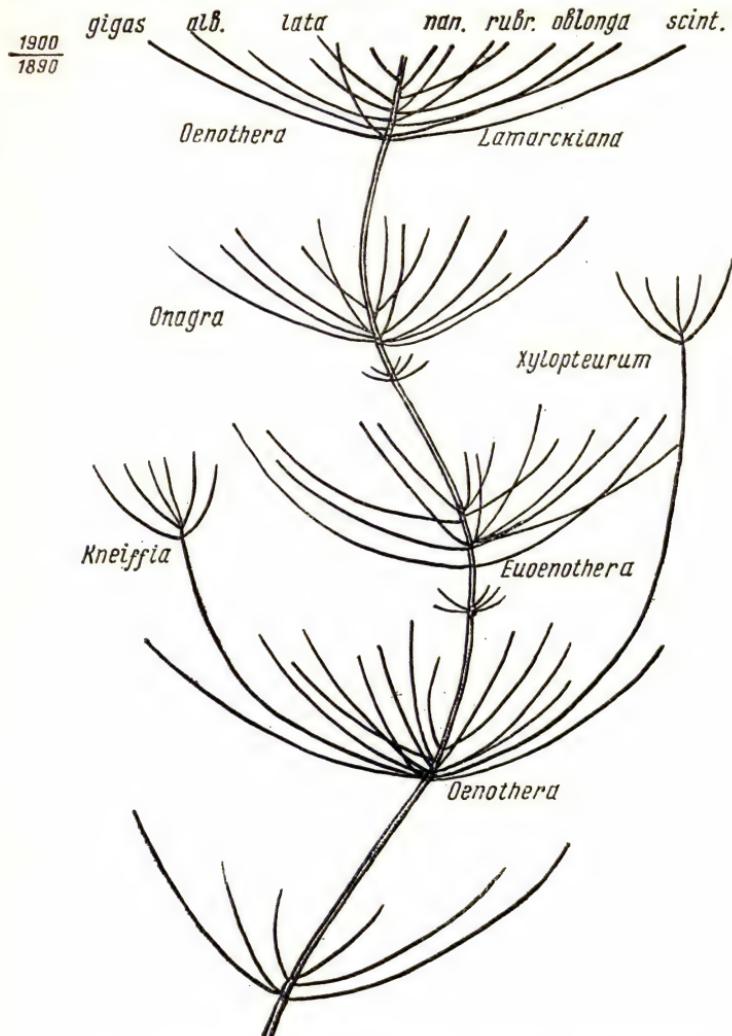


Рис. 72. Схематическое родословное дерево прогрессивного видообразования на примере *Oenothera lamarckiana*. Верхняя группа показывает мутации *O. lamarckiana*, которые Де-Фриз рассматривает в качестве новых видов: *Onagra* — подрод, к которому относится *O. lamarckiana*; *Kneiffia*; *Euenothera*, *Xylopteurum* — другие подроды энотеры. Две промежуточные небольшие группы боковых ветвей изображают бывшие в промежутке многократные мутационные периоды (по Рыжкову)

форму или существуют рядом с ней, занимая специфические экологические ниши в качестве самостоятельных видов.

Таким образом, прогрессивная эволюция и возникновение новых видов оказываются связанными со сравнительно короткими моментами в жизни видов — мутационными периодами, в течение которых возникает большое количество мутаций, дающих начало новым видам (рис. 72). Де Фриз рассматривал полученные им у *O. lamarckiana* мутации как новые виды и давал им видовые названия: *O. gigas*, *O. albida*, *O. lata*, *O. rubrinervis*, *O. oblonga* и т. д.

В порядке дальнейшего обобщения мутационной теории де Фриз попытался даже дать новую (явно неудачную) трактовку эволюционной теории и выдвинул положение о том, что естественный отбор не создает новые виды, а только уничтожает неудачные, появляющиеся мутационным путем.

Классификация мутаций. Последующие исследования доставили науке богатый фактический материал об основных особенностях мутаций и о значении мутаций для эволюции и внесли очень существенные корректизы в представления де Фриза.

Было установлено, что в природе возникают как большие мутации, подобные тем, которые были описаны де Фризом, так и малые, отличающиеся от исходных форм только мало заметными признаками, и что малые мутации встречаются во много раз чаще, чем большие. Выяснилось также, что в жизни видов отсутствуют резко различные мутационные и межмутационные периоды и что мутации возникают с примерно равной частотой во все периоды жизни вида.

Наконец, оказалось, что большие мутации почти никогда не дают начала новым видам, так как такие мутанты бывают недостаточно хорошо приспособленными к внешним условиям и не могут успешно выдержать конкуренцию с исходными формами. Напротив, сочетания малых мутаций, создаваемые и закрепляемые естественным отбором, дают начало формам, очень хорошо приспособленным к окружающей среде и постепенно превращающимся в новые виды.

Таким образом, установленные экспериментальной генетикой основные свойства спонтанных мутаций не дают никаких оснований сомневаться в решающем значении естественного отбора для возникновения новых видов и вместе с тем очень хорошо объясняют пути и способы возникновения тех небольших наследственных вариаций, с которыми имеет дело естественный отбор.

В настоящее время спонтанные мутации обнаружены у многих растений, животных и микроорганизмов и известно очень большое количество самых разнообразных спонтанных мутаций. Все мутации по действию на жизнеспособность и плодовитость можно разделить на четыре группы.

В первую группу входят мутации, вызывающие гибель организма и известные под названием летальных. Примером таких мутаций у растений могут служить: 1) мутации, вызывающие гибель зародышей; 2) мутации, обусловливающие неспособность к образованию корневой системы; 3) мутации, связанные с потерей способ-

ности к образованию хлорофилла. У животных это — мутации, вызывающие гибель эмбрионов или отсутствие жизненно важных органов, без которых невозможно существование взрослых форм.

Ко второй группе относятся мутации, резко понижающие жизнеспособность и называемые полулетальными, или сублетальными. Для них характерно, что мутанты живут в течение некоторого времени, но затем гибнут из-за наследственного дефекта. Примером таких мутаций могут служить полулетальные карлики, известные у ряда растений, цыплята, лишенные оперения, и др.

Третью группу составляют мутации, существенно не изменяющие жизнеспособности, но резко уменьшающие fertильность и известные под названием стерильных мутаций.

Наконец, четвертую группу образуют мутации, не изменяющие жизнеспособности и плодовитости или даже существенно повышающие жизнеспособность или плодовитость мутантов.

Большинство спонтанных мутаций относится к одной из первых трех групп. Это зависит, по-видимому, от того, что возникновение мутаций нарушает внутренний баланс в процессах обмена веществ и индивидуального развития организма и его нарушение приводит к появлению ряда аномалий, понижающих жизнеспособность и fertильность мутантов. Только сравнительно редко такое нарушение баланса не влияет на жизнеспособность и fertильность мутантов или даже повышает их благодаря созданию нового баланса на более высоком уровне взамен разрушенного равновесия.

Меллер (Muller, 1928) предложил классифицировать мутации по интенсивности и направлению их действия и выделил 5 типов мутаций: гиперморфы — усиливающие действие гена; гипоморфы — ослабляющие действие гена; неоморфы, дающие действию гена новое направление; аморфы, вызывающие инактивацию гена, и антиморфы, действие которых противоположно действию аллелей дикого типа.

Термин «мутация» охватывает все скачкообразные наследственные изменения, но уже давно выяснено, что мутации явно неоднородны и заключают две резко различные категории — хромосомные aberrации и точковые мутации.

Хромосомные aberrации. Хромосомные aberrации возникают в результате различных изменений числа и строения хромосом: кратного увеличения основного набора хромосом, добавления или утери одной из хромосом, добавления или утери отдельных участков хромосом, переноса отдельных участков хромосом с одной хромосомы на другую (транслокации), поворота одного из внутренних участков хромосомы на 180° (инверсия участка хромосомы) и т. д.

Фенотипическое проявление хромосомных aberrаций очень многообразно. Одни из хромосомных aberrаций фенотипически никак не проявляются ни в гетерозиготном, ни в гомозиготном состоянии (некоторые транслокации и инверсии), в то время как другие резко проявляются фенотипически даже в гетерозиготном состоянии.

Точковые мутации. Вызываются не изменением числа или строения хромосом, а изменением строения генов. В ряде случаев бывает

очень трудно отличить точковые мутации, вызванные изменением строения гена, от хромосомных aberrаций, вызываемых выпадением очень небольших участков хромосом (делеции, или маленькие дефишиенсы). Но в достаточно полно изученных случаях разделить эти две группы наследственных изменений все же вполне можно. Одним из наиболее надежных способов является получение так называемых «возвратных» мутаций. Дело в том, что при точковой

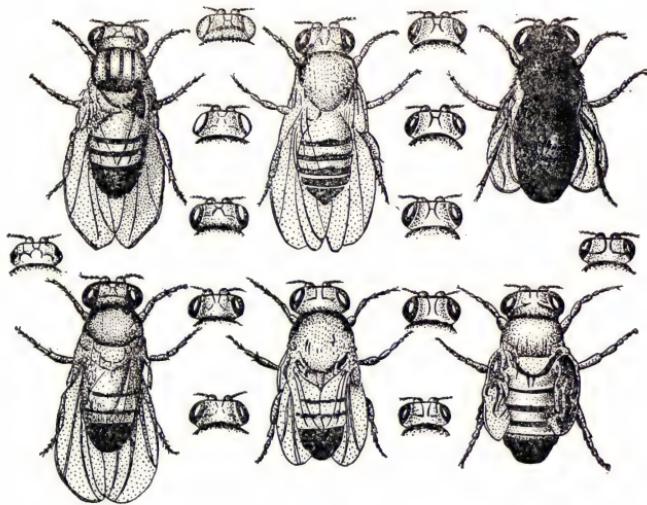


Рис. 73. Некоторые спонтанные мутации, определяемые генами, расположенными во II хромосоме *Drosophila melanogaster*: окраска тела, глаз, размер и форма крыльев и т. д. (по Моргану)

мутации может произойти новое изменение гена, которое приведет к восстановлению его прежнего строения и его исходной способности обуславливать образование определенного фенотипа. Для многих точковых мутаций такие возвратные (обратные) мутации действительно были получены. Для хромосомных aberrаций, вызываемых выпадением небольших участков хромосом, такой возврат к исходному состоянию путем обратной мутации невозможен. Поэтому наличие возвратных мутаций может служить убедительным аргументом в пользу того, что это точковая мутация, а не хромосомная aberrация.

Большая часть точковых мутаций полностью рецессивна, меньшая же часть их частично проявляется в гетерозиготном состоянии и только очень редко встречаются доминантные мутации.

За исходное состояние принимаются аллеломорфы особей, живущих в природных условиях (в «диком состоянии») и называемые генами «дикого типа». В экспериментальной генетике гены дикого типа для краткости обычно обозначаются значком «+», а рецессивные мутантные гены (возникающие в результате точковых

мутаций) — маленькой буквой латинского алфавита, с которой начинается название этого гена, отражающее наиболее характерные особенности определяемых им фенотипических изменений, реже двумя-тремя буквами, с которых начинается это название. Например у *D. melanogaster* рецессивный мутантный ген, обуславливающий белую окраску глаз, называется *white* (англ. *white* — белый) и обозначается буквой *w*, а его доминантный аллеломорф, контролирующий красную окраску глаз, свойственную природным популяциям этой мухи, обозначается как «+». Рецессивный ген, обуславливающий отсутствие глаз, называется *eyless* (безглазие) и обозначается буквами *ey*, а его доминантный аллеломорф, контролирующий наличие глаз, как «+».

Частота появления спонтанных мутаций. В природных условиях, как и в лабораторных опытах, хотя бы частично воспроизводящих природные условия, естественные (спонтанные) мутации изредка появляются и происходят в самых разнообразных направлениях. Примером могут служить мутации *D. melanogaster*, изображенные на рисунке 73. Эти спонтанные мутации были обнаружены в результате тщательного изучения очень большого количества различных мух и обнаружено, что гены, контролирующие их, расположены во II хромосоме. Эти мутации связаны с изменением окраски глаз, формы и строения крыльев, недоразвитием или даже отсутствием крыльев и с изменением строения ножек и щетинок.

Н. И. Вавилов показал, что хотя в каждом отдельном случае мутации могут происходить в любом направлении, у родственных систематических подразделений типы различных мутаций повторяются. У различных видов *Drosophila* появляются такие же мутации, как и у *D. melanogaster*, — с измененной окраской глаз, изменением строения и формы крыльев, недоразвитием или отсутствием крыльев, измененным строением ножек и щетинок и т. д. То же самое наблюдается у различных видов пшеницы, у пшеницы и ржи, чечевицы и вики и т. д. Характер мутаций у родственных видов и родов повторяется вследствие того, что у них происходят однотипные изменения генов. В этом состоит закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, открытый Н. И. Вавиловым и позволяющий по характеру наследственной изменчивости у одного вида предвидеть характер наследственной изменчивости у многих родственных ему видов и родов и даже у соседних семейств.

Выяснение характера и частоты появления спонтанных мутаций имеет большое значение для успешного решения важных вопросов генетики, селекции и эволюционной теории. В связи с этим в этом направлении проведено большое количество экспериментальных исследований и накоплен довольно значительный фактический материал. В табл. 4 приведены количественные данные о частоте возникновения некоторых спонтанных мутаций у кукурузы, дрозофилы, человека и ряда бактерий.

Из данных табл. 4 видно, что спонтанные мутации происходят сравнительно редко, со средней частотой около 30 мутаций определенного типа на миллион изученных гамет (обычная частота появ-

Таблица 4

Частота спонтанных мутаций у высших растений, животных,
человека и микроорганизмов

№ п. п.	Вид и линия	Мутации	Число изучен- ных гамет	Частота на миллион гамет
1	Кукуруза	<i>Wx wx</i>	1 503 744	0
2	Кукуруза	<i>Pr pr</i>	647 102	11
3	Кукуруза	<i>Sh sh</i>	2 469 285	1,2
4	Кукуруза	<i>Su su</i>	1 678 731	2,4
5	Колумбийская линия	<i>Ir ir</i>	265 391	106
6	кукурузы }	<i>Rr r^r</i>	20 984	620
7	Корнельская линия }	<i>Rr r</i>	43 415	1820
8	кукурузы }	<i>ct⁺ ct</i>	60 000	150
9	<i>D. melanogaster</i>	<i>w⁺ w</i>	70 000	29
10	<i>D. melanogaster</i>	<i>w⁺ w</i>	70 000	29
11	<i>D. melanogaster</i>	<i>ez⁺ ez</i>	70 000	29
12	Человек	Гемофилия		32
13	Человек	Альбинизм		28
14	Человек	Брожденная общая цветная слепота		28
15	Человек	Микроцефалия		30
16	<i>Salmonella typhimurium</i> :	<i>try D — 1⁺</i>		0,0006
17	<i>S. typhimurium</i>	<i>try D — 42⁺</i>		0,00015
18	<i>S. typhimurium</i>	<i>try D — 10⁺</i>		0,0003
19	<i>S. typhimurium</i>	<i>try D — 55⁺</i>		0,0017

ления мутаций у дрозофилы и человека). Но частота появления некоторых типов мутаций очень сильно отличается от этой средней частоты.

Так, частота мутаций от *R^r* к *r^r* у Корнельской линии кукурузы составляет 1820 мутаций на миллион изученных гамет (или иначе почти 2 мутации на 1000 изученных гамет). В то же время у *Salmonella typhimurium* частота возвратных мутаций от *try D — 10* к дикому типу (т. е. от триптофанозависимости к прототрофности) составляет всего 3 мутации на 10 миллиардов изученных гаплоидных клеток.

Отсюда видно, что степень наследственной устойчивости генов варьирует в широких пределах. Наряду с неустойчивыми генами, которые изменяют свое строение (мутируют) очень часто, имеются также и очень устойчивые, наследственное строение которых изменяется исключительно редко. Примером таких устойчивых генов могут служить 4 гена *try* у *S. typhimurium*, приведенные в табл. 4, у которых частота возвратных мутаций к дикому типу варьирует от 3 до 170 на 10 миллиардов изученных гаплоидных клеток.

Из этого не следует делать вывод о том, что у бактерий мутации всегда возникают с такой низкой частотой, так как у бактерий известен целый ряд генов, мутирующих несравненно более часто

и средняя частота появления ряда спонтанных мутаций $1-2 \cdot 10^{-6}$. В данном случае дело заключается в том, что, во-первых, средняя частота возвратных мутаций вообще значительно ниже, чем прямых, а во-вторых, в том, что очень чувствительные приемы обнаружения редких мутаций, разработанные в генетике бактерий, позволяют уверенно обнаруживать даже такие исключительно редкие, как возвратные мутации от *try* (зависимость от триптофана) к дикому типу у *S. typhimurium*.

У высших растений и животных, вероятно, имеются гены не менее устойчивые, чем ген *try* у *S. typhimurium*. Но для обнаружения мутаций этих генов методы, используемые для обнаружения редких мутаций у высших растений и животных, слишком грубы (недостаточно чувствительны) и вследствие этого мутации таких генов до сих пор остаются не обнаруженными.

Существенное влияние на устойчивость генов, а вследствие этого и на частоту мутаций, оказывает генотипическая среда. Одни и те же гены, находясь в разных генотипах, могут иметь совершенно различную частоту мутаций. Например, у кукурузы ген *Rr*, определяющий образование окрашенного алейрона семян и пыльников, в генотипе Колумбийской линии мутирует в ген *r^r*, контролирующий образование бесцветного алейрона и пыльников, с частотой 620 мутаций на миллион изученных гамет. Но в генотипе Корнельской линии ген *Rr* мутирует в ген *r^r* с частотой 1820 мутаций на миллион изученных гамет, т. е. в три раза чаще.

Среди советских биологов неоднократно высказывались упреки в адрес экспериментальной генетики за то, что она будто бы переоценивает степень устойчивости генов и считает гены чем-то крайне устойчивым и почти неизменяемым. Но эти упреки основаны на явном недоразумении.

Во-первых, частота мутирования многих генов сравнительно высока: 30—100 мутаций на миллион гамет, а число генов в гаплоидном ядре у высших организмов измеряется многими тысячами. Поэтому многие гаметы (1—2 на каждые 10 гамет) заключают ту или другую новую мутацию. Во-вторых, частота мутаций находится под контролем естественного отбора и поддерживается им на том уровне, который наиболее благоприятен в борьбе за существование.

Для селекции и получения мутаций в целях их последующего использования в генетических исследованиях частота возникновения спонтанных мутаций действительно очень низка и желательно многократное повышение ее. Кроме того, для теории эволюции и решения ряда важных общебиологических проблем очень большое значение имеет выяснение вопроса, в какой мере возникновение мутаций зависит от воздействия на организм внешних условий и нет ли таких факторов внешней среды, которые оказывают на возникновение мутаций особенно сильное и строго специфическое влияние.

Индукционные мутации. В начале XX столетия были предприняты попытки использовать различные факторы внешней среды

для получения индуцированных мутаций. Но в течение длительного времени все эти попытки оставались бесплодными и широкое распространение получило предположение о том, что мутации возникают исключительно под влиянием внутренних условий, полностью автономны и совершенно не зависят от влияния внешней среды.

Для опровержения этого неправильного предположения решающее значение имели первые же успехи, которые, наконец, были получены в опытах, направленных на получение индуцированных мутаций при помощи воздействия различными факторами внешней среды.

Первые индуцированные мутации получены в 1920 г. академиком Г. А. Надсоном у ряда бактерий и грибов при помощи воздействия лучистой энергией (X -лучи, эманация радия). Несколько позднее Надсон и его сотрудники провели подробное изучение полученных ими индуцированных мутаций (или сальтаций, как они предпочитали называть эти наследственные изменения) и обнаружили, что среди них имеются плюс-мутации, резко повышающие жизнеспособность мутантов. Примером таких плюс-мутаций может служить мутация, полученная у *Azotobacter chroococcum* после облучения эманацией радия и отличавшаяся повышенной способностью ассимилировать атмосферный азот.

Методика вызывания и учета мутаций, применявшаяся Надсоном, не позволяла учитывать количество всех индуцированных мутаций и определять таким путем количественную зависимость частоты возникновения индуцированных мутаций от дозы мутагенного фактора, используемого для вызывания этих мутаций.

Эта задача была разрешена Г. Д. Меллером в 1927 г. Для точного определения количества индуцированных мутаций у *D. melanogaster* Меллер разработал и широко использовал особую методику, известную под названием методики *CIB*. Это название происходит от начальных букв слов, обозначающих основные особенности методики: *C* — «запиратель кроссинговера» (crossover suppressor), *l* — рецессивный летальный фактор и *B* — доминантный ген *Bar*, вызывающий образование узких, полосковидных глаз.

Методика *CIB* основана на количественном учете летальных мутаций, которые возникают значительно чаще, чем видимые мутации. Это позволяет довольно легко собрать статистически достоверные количественные данные о частоте появления спонтанных летальных мутаций, которые служат контролем для определения размеров увеличения частоты летальных мутаций под влиянием воздействия мутагенными факторами, что имеет решающее значение для выяснения влияния различных доз мутагенных факторов на увеличение частоты мутаций.

Методика *CIB* позволяет точно определять количество летальных мутаций, возникающих в X -хромосоме *D. melanogaster*, и основана на использовании особой линии *CIB*, выведенной Меллером. Линия *CIB* заключает в гетерозиготном состоянии измененную X -хромосому, для которой характерны следующие особенности. Во-первых, эта хромосома заключает большую инверсию, которая

препятствует образованию хиазм между такой X -хромосомой и X -хромосомой с нормальным расположением генов, и является «запирателем кроссинговера» у самок, гетерозиготных по таким X -хромосомам.

Во-вторых, в этой X -хромосоме имеется рецессивная леталь l , совершенно безвредная и никак не проявляющаяся фенотипически в присутствии своего нормального аллеломорфа L (у мух, гетерозиготных по этой летали, с генотипом lL), но вызывающая гибель на ранних стадиях развития у организмов, гомозиготных или гемизиготных по этой летали — ll или l .

В-третьих, в этой хромосоме расположен доминантный ген B , контролирующий образование узких, полосковидных глаз, в то время как рецессивный аллеломорф этого гена b^+ контролирует округлую форму глаз. X -хромосома, имеющая такое строение, называется хромосомой CIB , а в связи с этим и линия, заключающая эту хромосому, — линией CIB . Вполне понятно, что линия CIB не может быть гомозиготна по хромосоме CIB , так как самцы с хромосомой CIB и самки с двумя хромосомами CIB гибнут на ранних этапах индивидуального развития из-за присутствия летали в гомозиготном или гемизиготном состоянии. Поэтому линия CIB поддерживается путем скрещивания самок, гетерозиготных по хромосоме CIB , с самцами, имеющими X -хромосому с геном b , и отбора в потомстве для дальнейшего размножения самок с полосчатыми глазами, так как это говорит о том, что такие самки гетерозиготны по хромосоме CIB .

При определении количества летальных мутаций по методу CIB самки, гетерозиготные по хромосоме CIB , скрещиваются с самцами, заключающими изучаемую X -хромосому (это могут быть необработанные самцы при изучении частоты спонтанных мутаций в X -хромосоме или самцы, обработанные соответствующим мутагенным фактором при изучении влияния этого мутагенного фактора на частоту появления индуцированных летальных мутаций в X -хромосоме).

В F_1 от такого скрещивания половина самцов, получающая от матери хромосому CIB , заключающую леталь CIB , гибнет. Среди самок одна половина имеет круглые глаза и не заключает хромосому CIB , а другая имеет полосчатые глаза, заключает одну X -хромосому CIB и другую X -хромосому, полученную от отца, лишенную запирателя, летали l и гена B (генотип таких самок может быть обозначен как CIB/cLb) (рис. 74).

Для изучения частоты появления леталей в X -хромосомах, приведших от изучаемого самца, в F_1 отбираются самки, имеющие полосчатые глаза, и вместе с самцами, заключающими X -хромосому cLb (т. е. X -хромосому, лишенную запирателя, летали l и гена B), помещаются в отдельные пробирки с питательной средой.

Число таких индивидуальных культур F_2 должно быть достаточно велико, для того чтобы получить статистически достоверные данные о частоте возникновения летальных мутаций у генов, расположенных в хромосоме изучаемого самца.

После того как произойдет скрещивание, самки отложат яйца и появятся мухи F_2 , в этих индивидуальных культурах проводится учет наличия или отсутствия самцов.

В тех культурах, у которых самки имели X -хромосому, полученную от отца (изучаемого самца) и не заключающую летальных мутаций, половина самцов, получающая хромосому cLB , гибнет, а вторая половина, получающая X -хромосому, свободную от летали, выживает и достигает зрелости. В таких культурах в среднем на две самки F_2 приходится один самец.

В тех же индивидуальных культурах, в которых самка имела X -хромосому, полученную от отца (изучаемого самца), заключающую летальную мутацию (возникшую спонтанно или индуцированную мутагенным фактором), гибнут на ранних этапах индивидуального развития не только самцы, получающие X -хромосому cLB , но и самцы, получающие X -хромосому cLB , (т. е. X -хромосому, приходящую от изучаемого самца), так как эта хромосома тоже заключает летальную мутацию, оказывающую смертоносное действие в гемизиготном состоянии. Вследствие этого такие индивидуальные культуры F_2 совсем не заключают самцов и состоят только из самок (см. рис. 74).

Таким образом, количественное определение доли X -хромосом изучаемого самца, в которых произошли летальные мутации, производится очень просто, так как она равна отношению количества бессамцовых индивидуальных культур к общему числу изученных

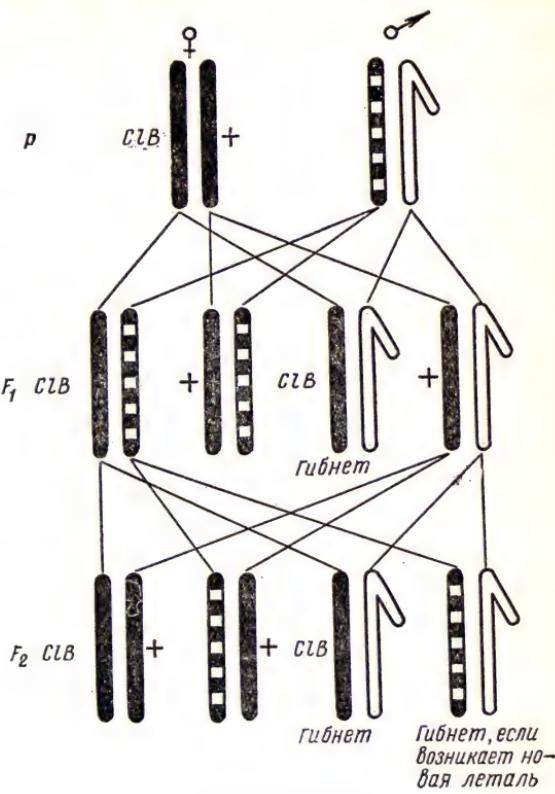


Рис. 74. Схема количественного учета индуцированных летальных мутаций (метод CLB), хромосома у облученного самца и у потомства, получившего эту хромосому от облученного самца, изображена полосатой. X -хромосома, обозначенная буквами CLB , заключает «запиратель перекреста» c , рецессивную леталь l и доминантный ген Bar , вызывающий образование узких, полосковидных глаз (по Меллеру)

индивидуальных культур. Высчитать процент X -хромосом изучаемого самца, заключающих летальные мутации, можно при помощи следующей формулы: $x = \frac{a}{n} \cdot 100$, где a — число индивидуальных культур, не имеющих самцов, а n — общее число изученных индивидуальных культур. Достоинство методики *CIB* в том, что она позволяет определить количество летальных мутаций в X -хромосоме по такому четкому и хорошо заметному признаку, как полное отсутствие самцов в индивидуальной культуре.

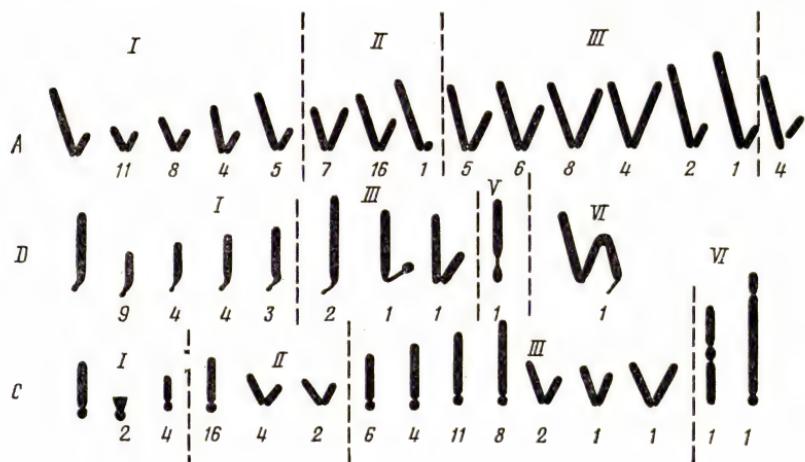


Рис. 75. Типы структурных изменений хромосом *Crepis capillaris*, вызванных X -лучами (по Левитскому). Верхний ряд — изменения хромосомы *A*; средний ряд — хромосомы *D*; нижний — изменения хромосомы *C*. *I* — «отдача» (потеря участка хромосомы); *II* — «перемещение кинетической перетяжки» (возможно, как результат транслокации или инверсии в пределах одной хромосомы); *III* — «получение» (присоединение участка хромосомы); *IV* — «разъединение плеч» (разделение хромосомы в месте кинетической перетяжки); *V* — «инверсия»; *VI* — «ассоциация» двух хромосом. Под каждым типом обозначена его частота

Г. Д. Меллер использовал метод *CIB* для изучения влияния X -лучей на возникновение мутаций и определения количества индуцированных мутаций при воздействии различными дозами X -лучей. Для этой цели он сначала определил при помощи методики *CIB* процент летальных мутаций, спонтанно возникающих в X -хромосоме *D. melanogaster*. Затем он подвергал самцов облучению различными дозами X -лучей и при помощи методики *CIB* определял процент X -хромосом сперматозоидов, в которых возникали индуцированные летальные мутации.

Сопоставление процента X -хромосом, заключающих летальные мутации, в контроле и у самцов, облученных различными дозами X -лучей, показало, что, во-первых, процент летальных мутаций в X -хромосоме после облучения X -лучами резко увеличивается

(в десятки и сотни раз); во-вторых, что увеличение процента мутаций прямо пропорционально увеличению дозы X -лучей (чем больше дозы, тем выше процент мутаций) и, в-третьих, порядок и время облучения не имеют существенного влияния на процент индуцированных летальных мутаций, т. е. процент летальных мутаций зави-

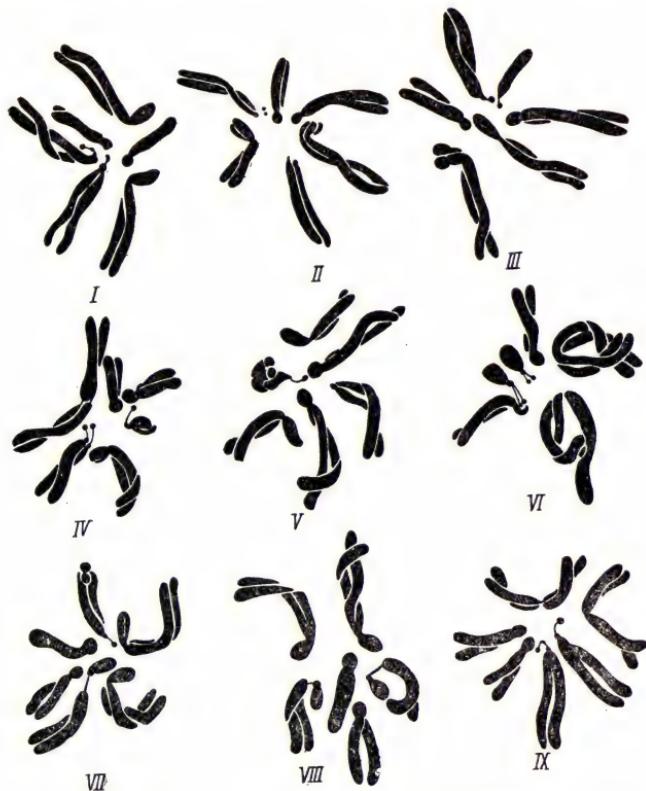


Рис. 76. Гетеро- и гомозиготные хромосомные аберранты *Crepis capillaris* (по Левитскому). I — нормальная пластина; II — транслокация с A на C ; III — транслокация с D на C ; IV — транслокация с D на A ; V — транслокация с $2A$ на $2C$; VI — транслокация с $2D$ на $2A$; VII — инверсияproxимального конца D ; VIII — инверсия в обеих хромосомах D ; IX — перемещение перетяжки у обеих A -хромосом

сит только от дозы облучения, выраженной в рентгенах, и не меняется от того, было ли облучение проведено непрерывно или с интервалами, в течение короткого времени при большой интенсивности облучения или в течение длительного срока при низкой интенсивности облучения.

Было установлено существование строгой линейной зависимости между дозой облучения (измеренной в рентгенах) и частотой

мутаций. Результаты наблюдений Г. Д. Меллера полностью подтверждены опытами других исследователей, и способность X -лучей резко увеличивать частоту появления индуцированных мутаций получила всеобщее признание.

Несколько позднее было установлено, что способностью резко повышать частоту появления мутаций обладают не только X -лучи, но и другие физические факторы (гамма-лучи, нейтроны, ультрафиолетовые лучи) и химические вещества (иприт, этиленимин, азотистая кислота и многие другие химические мутагены).

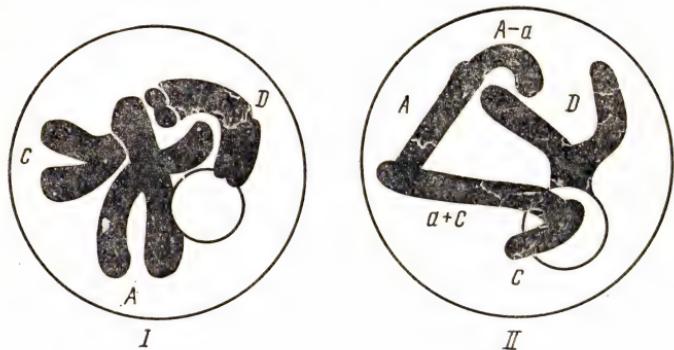


Рис. 77. Соединение хромосом в диакинезе нормального растения (I) и растения, гомозиготного по транслокации с A на C (II) у *Crepis capillaris*

В 1931 г. Г. А. Левитский на *Crepis capillaris* и М. С. Навашин на *C. tectorum* установили, что облучение семян X -лучами вызывает различные формы разрушения и перестройки хромосом.

При изучении митозов в корешках семян *C. capillaris*, облученных достаточно большими дозами X -лучей, Г. А. Левитский обнаружил самые различные изменения хромосом, связанные с «отдачей», «получением» и «перемещением» участков хромосом, а также с «перемещением кинетической перетяжки», «разъединением плеч» и «ассоциацией двух хромосом». Различные типы изменений хромосом, а также частота встречаемости этих типов приведены на рисунке 75.

Растения, выросшие из облученных семян, оказались сложными хромосомными химерами, образованными клетками с ядрами, заключавшими измененные хромосомы. В разных участках и слоях клеток изменения хромосом были различными. Так как ядрами с одинаковыми изменениями хромосом в ряде случаев обладали целые цветки или даже ветви, то при самоопылении были получены растения, гетерозиготные по тем или иным изменениям хромосом и гомозиготные по таким изменениям хромосом. На рисунке 76

изображены кариотипы ряда растений, гетерозиготных и гомозиготных по различным изменениям хромосом, полученных Г. А. Левитским путем самоопыления растений, выросших из облученных семян.

При изучении редукционного деления было установлено, что у растений, гетерозиготных по транслокации, в диакинезе и в метафазе I деления мейозиса вместо трех бивалентов образуется один бивалент и один тетравалент (цепь из 4 хромосом).

Примером этого служит поведение хромосом в диакинезе у нормального растения и у растения, гетерозиготного по транслокации участка хромосомы *A* на хромосому *C* (рис. 77). Здесь видно, что у нормального растения (I) в диакинезе образуется 3 бивалента, причем бивалент, образованный *D*-хромосомами, связан с ядрышком. У растения, гетерозиготного по транслокации с *A* на *C* (II), в диакинезе *D*-хромосомы также образуют бивалент, связанный с

ядрышком, но хромосомы *A* и *C* (нормальные — *A* и *C* и с транслокацией участка с *A*-хромосомы на *C*-хромосому *A* — *a* и *C+a*) образуют не два бивалента, а один тетравалент (цепь из 4 хромосом). Это обусловлено тем, что в зигонеме участок хромосомы *A* (*a*), перенесенный на *C*-хромосому, конъюгирует с соответствующим участком неизмененной хромосомы *A* и между этими участками происходит обмен и возникает хиазма. В диакинезе эта хиазма вследствие терминализации хиазм сдвигается к концу, но все же продолжает связывать участки *a* (хромосом *A* и *C+a*), что и обуславливает образование тетравалента.

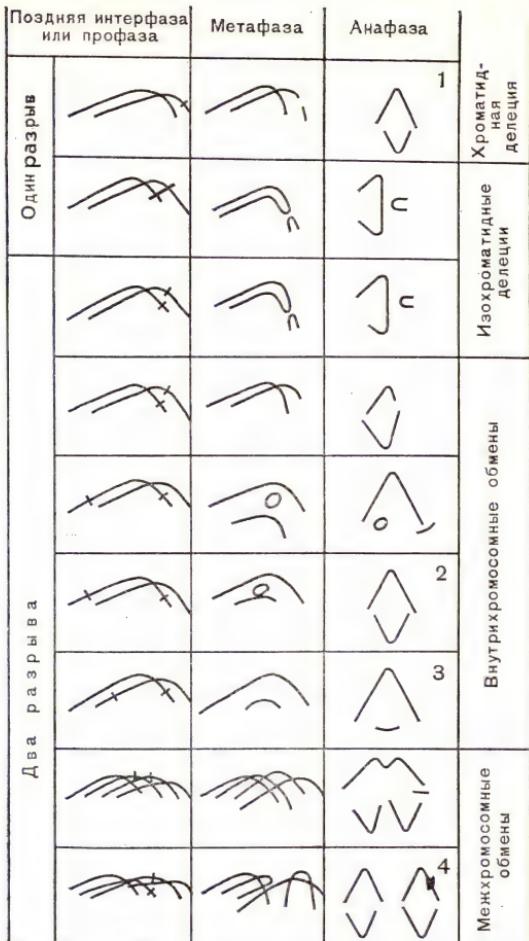


Рис. 78. Схема возникновения различных хромосомных aberrаций:

1 — выпадение концевого участка; 2 — инверсия; 3 — дупликация; 4 — реципрокные транслокации

Индукрованные хромосомные аберрации и механизм их возникновения. Когда способность X -лучей вызывать разнообразные перестройки хромосом была доказана и получила всеобщее признание, существенное значение приобрел вопрос о путях перестроек и характере их.

Довольно быстро в результате прямых микроскопических наблюдений было установлено, что после воздействия X -лучей возникают разрывы хромосом и появляются отдельные участки разорванных хромосом. Затем происходит присоединение оторванных участков или на прежнее место, или к другой хромосоме. При этом оторванный участок всегда прикрепляется местом разрыва, или, как говорят, «активированным» концом.

Первоначально предполагалось, что оторванный участок может присоединиться «активированным» концом как на прежнее место или к «активированному» концу другой хромосомы (возникающему в результате второго, независимого разрыва), так и к целому (неактивированному разрывом) концу другой хромосомы. В связи с этим считалось, что многие транслокации возникают путем простого прикрепления оторванного участка одной хромосомы, его «активированным» концом, к целому (неразрушенному и неактивированному) концу другой хромосомы и, следовательно, являются простыми транслокациями.

При тщательном изучении большого количества различных транслокаций выяснилось, что все достаточно подробно изученные транслокации взаимные (реципрокные). При реципрокных транслокациях на место отделенного участка одной хромосомы переносится хотя бы очень небольшой участок с другой. В связи с этим было высказано предположение, что транслокации всегда взаимны, и это зависит от того, что «активированный» конец отделенного участка хромосомы может присоединиться только к активированному же концу, но ни в коем случае не к целому (неактивированному) концу хромосомы. Прямым следствием из этого предположения является заключение о том, что транслокации (как увидим дальше и большинство других перестроек хромосом) могут происходить только при наличии двух независимых разрывов в двух различных точках хромосом и, следовательно, имеют двухударный характер¹.

Были сформулированы следующие представления о механизме возникновения различных хромосомных аберраций. Если в ядре произойдет только один разрыв одной хроматиды и от нее отделятся концевой участок, то судьба его может быть двоякой: 1) отделенный участок вновь присоединится к активированному концу остатка хроматиды (от которой он был отделен) и тогда никакого изменения строения хромосомы, в конечном счете, не произойдет; 2) отделенный участок будет утерян, произойдет выпа-

¹ Двухударными называются перестройки хромосом, обусловленные двумя отдельными разрывами хромосом или хроматид.

дение (дефишиенс) концевого участка одной из хроматид (рис. 78, 1).

Если в ядре, примерно одновременно, произойдут два разрыва (одной и той же хромосомы или разных хромосом), то судьба отделенных участков может быть троекой: 1) они присоединятся на прежние места и произойдет «излечение» разрушенных хромосом; 2) отделенные участки будут утеряны и выпадут соответствующие участки хромосом; 3) «активированные» концы присоединятся к несоответствующим им активированным концам остатков разрушенных хромосом и будет иметь место возникновение взаимных (реципрокных) транслокаций или поворота на 180° (инверсия) внутреннего участка хромосомы.

В случае одновременных разрывов в двух разных хромосомах при утере отделенных участков будет иметь место выпадение двух концевых участков хромосом, а в случае присоединения отделенных участков к несоответствующим им «активированным» концам «чужих» хромосом возникнут взаимные транслокации (4). В случае двух одновременных разрывов в одной хромосоме при утере отделенного участка и соединении «активированных» концов остатков хромосомы будет иметь место выпадение внутреннего участка хромосомы. При присоединении «активированных концов» отделенного участка к несоответствующим им «активированным концам» остатков хромосомы имеет место поворот на 180° (инверсия) этого «отделенного» участка хромосомы (2).

При экспериментальной проверке предположение о механизме возникновения индуцированных хромосомных аберраций полностью подтвердилось.

Во-первых, среди большого количества экспериментально полученных хромосомных аберраций были обнаружены все типы перестроек хромосом, которые предусматриваются этим предположением: выпадение различных участков хромосом, взаимные транслокации и инверсии и не было найдено ни одного случая перестроек хромосом, которые могли бы иметь место при присоединении активированных концов отделенных участков хромосом к неактивированным и неповрежденным концам хромосом (простые, односторонние транслокации).

Во-вторых, при изучении зависимости количества индуцированных хромосомных аберраций от дозы X -лучей было установлено, что их количество пропорционально не дозе X -лучей, а квадрату дозы X -лучей, выраженной в рентгенах, что хорошо соответствует двухударному характеру этих наследственных изменений.

В-третьих, было установлено, что количество хромосомных аберраций, в отличие от точечных мутаций, зависит не только от величины дозы X -лучей, но также и от срока, в течение которого проводилось облучение. Из двух облучений одинаковыми дозами X -лучей, из которых одно проводилось в течение короткого срока при высокой интенсивности, а другое в течение длительного срока при низкой интенсивности, первое облучение вызывало значительно боль-

ше индуцированных аберраций. Это тоже говорит в пользу гипотезы о возможности соединения только активированных концов, так как при интенсивном облучении в течение короткого срока значительно чаще должны возникать множественные разрывы хромосом, происходящие одновременно в пределах одного ядра, что служит необходимой предпосылкой для соединения неодинаковых активированных концов, приводящего к возникновению различных типов хромосомных аберраций.

Существенное влияние на характер индуцированных хромосомных аберраций имеет также стадия развития клетки, на которой производится облучение. Если облучают на стадии G_1 (предсинтетическая стадия, в которой хромонемы одиночны), то разрывы происходят до редупликации хромонем и в митозе разрушенные хромосомы представлены одинаково измененными парными хроматидами. Но если облучение производится на стадии G_2 (постсинтетическая стадия, в которой хромонемы представлены двойными нитями), то в митозе хроматиды, составляющие хромосому, могут иметь различное строение: одна хроматида разделена, а другая целая или обе хроматиды повреждены, но их повреждения имеют разный характер.

Кроме того, при облучении на стадии G_1 или S могут возникать изохроматидные делеции (выпадения) и дупликации. Эти хромосомные аберрации возникают вследствие того, что «активированные» одинаковые концы двух хроматид одной хромосомы могут соединяться между собой, если в хромосоме в одной точке разорвано две хроматиды (см. рис. 78, I) или имеется два разрыва в разных точках. Хромосомы, возникающие таким путем, часто бывают неустойчивыми и в последующих митозах (в случае отсутствия кинетических перетяжек) теряются или (в случае двух перетяжек) разрываются.

При двух разрывах в разных хроматидах одной хромосомы (в довольно близко расположенных друг от друга точках) может произойти взаимное соединение разных хроматид (3). Это приводит к возникновению хромосом, каждая из которых имеет только одну кинетическую перетяжку и благодаря этому правильно делится в последующих митозах и устойчиво сохраняется. Но у одной из таких хромосом отсутствует небольшой участок (делеция) по участку хромосомы между точками первого и второго разрыва, а у другой хромосомы этот участок представлен дважды и имеется дупликация по этому участку.

Существенное значение для правильного понимания путей возникновения индуцированных мутаций имеет выяснение механизма действия мутагенных факторов.

«Теория» мишени. Первоначально, когда из мутагенных факторов были известны главным образом X -лучи, предполагалось, что изменение строения генов и разрывы хромосом вызываются прохождением ионизирующей частицы, в результате которого в хромосомах возникает ионизация — электроны выбиваются из одних

атомов и присоединяются к другим, что приводит к образованию положительно или отрицательно заряженных ионов.

Вследствие этого в молекулах ДНК возникают различные перегруппировки, которые приводят к изменениям строения генов и точковым мутациям, а в крайних случаях вызывают поперечные разрывы хромосом и появление фрагментов хромосом. При такой трактовке механизма возникновения мутаций гены рассматривались в качестве мишени, попадание в которые и вызывает возникновение точковых мутаций или хромосомных aberrаций. Сторонники такой трактовки механизма возникновения мутаций, известной под названием «теории мишени», считали, что мутации всегда катастрофический процесс, происходящий практически моментально, и производили расчеты вероятности возникновения мутаций главным образом на основании определения размеров «мишени» и дозы ионизирующей радиации, использованной для облучения.

Гипотеза свободных радикалов. Другие исследователи в качестве альтернативы «теории» мишени предложили гипотезу свободных радикалов, согласно которой решающее значение для возникновения индуцированных мутаций имеет непрямое действие X-лучей (и других форм ионизирующей радиации), оказывающих сильное ионизирующее действие и вызывающих в питательной среде и в клетках живых организмов образование свободных радикалов типа OH и HO₂, взаимодействующих как с молекулами ДНК хромосом, так и с молекулами цитоплазмы и питательной среды, изменения их. Такие измененные молекулы в свою очередь взаимодействуют с молекулами ДНК, изменения их.

Результаты этого взаимодействия в значительной мере зависят от того, каким запасом энергии обладают свободные радикалы. В тех случаях, когда он велик, происходят далеко идущие изменения в строении молекул ДНК, приводящие к летальным мутациям или к разломам хромосом. В тех случаях, когда энергия свободных радикалов мала, взаимодействие их с молекулами ДНК приводит к возникновению видимых точковых мутаций. В пользу этой гипотезы говорит то обстоятельство, что условия, при которых производится облучение (температура, наличие или отсутствие свободного кислорода и т. д.), сильно влияют на частоту появления индуцированных мутаций.

Особенно сильным аргументом в пользу гипотезы свободных радикалов явилось обнаружение появления индуцированных мутаций у некоторых микроорганизмов после выращивания их на питательной среде, которая предварительно была подвергнута облучению большими дозами ионизирующей радиации. В этих случаях индуцированные мутации могли возникнуть только под воздействием свободных радикалов, которые образовались в питательной среде во время облучения ее и с измененными молекулами питательной среды, изменения которых возникли под влиянием свободных радикалов.

В настоящее время представляется наиболее вероятным, что индуцированные мутации возникают как в результате непосредст-

венной ионизации атомов молекул ДНК ионизирующими частицами, так и в результате взаимодействия с молекулами ДНК свободных радикалов, образующихся под влиянием облучения в ядерном соке, в цитоплазме клетки и даже в питательной среде. Но все же в возникновении индуцированных мутаций наиболее важную роль, по-видимому, играют свободные радикалы.

Когда выяснили, что появление индуцированных мутаций может быть вызвано не только X-лучами и другими формами ионизирующей радиации, но также и целым рядом других мутагенных факторов (ультрафиолетовые лучи, старение семян, химические мутагены и т. д.), многие исследователи приступили к сравнительному изучению качественных особенностей индуцированных мутаций, возникающих под воздействием различных мутагенных факторов.

Классификация мутагенов и специфичность их действия. В результате исследований выяснилось, что все мутагенные факторы можно разделить на две большие группы: 1) вызывающие точковые мутации и хромосомные aberrации с примерно одинаковой частотой и 2) вызывающие преимущественно или исключительно точковые мутации.

В первую группу входят различные формы ионизирующей радиации и из числа химических мутагенов иприт (горчичный газ) и др., а во вторую группу — ультрафиолетовые лучи и большинство химических мутагенов. Поэтому, желая кратко выразить характер действия какого-нибудь нового мутагена, часто говорят, что его действие имеет характер действия X-лучей или что его действие имеет характер действия ультрафиолетовых лучей.

Эта разница в типах действия различных мутагенов зависит от того, что свободные радикалы, возникающие под влиянием мутагенов типа ультрафиолетовых лучей, образуют свободные радикалы с малым запасом энергии. Запас энергии слишком мал для того, чтобы вызвать разрывы хромосом. В тех случаях, когда мутации возникают в результате прямого взаимодействия таких мутагенов с ДНК без промежуточного образования свободных радикалов, характер этого взаимодействия таков, что он не приводит к разрывам хромосом.

Установление двух больших групп мутагенов стимулировало широкое проведение исследований в направлении поисков мутагенов со строго специфическим действием, под влиянием которых возникали бы только строго определенные индуцированные мутации.

Эти исследования привели к установлению очень существенных различий, особенно у химических мутагенов, как в характере взаимодействия мутагенов с ДНК, так и в количественных и качественных различиях между индуцированными мутациями, возникающими под влиянием различных мутагенов. Так, было установлено, что 5-бромурацил вызывает замены пар органических оснований, в то время как профлавин «вставляет» или «выдергивает» пары оснований в ДНК, а азотистая кислота вызывает дезаминирование орга-

нических оснований, что приводит в конечном счете к замене одних органических оснований другими.

Вместе с тем установлено, что этилоксикофеин вызывает только разрывы хромосом и не влияет на частоту точковых мутаций, в то время как 5-бромурацил и 2-аминопурин вызывают только точковые мутации, а азотистая кислота существенно повышает частоту как хромосомных aberrаций (выпадение участков хромосом), так и точковых мутаций.

Таким образом, в настоящее время у мутагенов обнаружены существенные различия, которые следует строго учитывать при генетических исследованиях и селекционных работах, связанных с получением, изучением и использованием индуцированных мутаций. Правильный выбор используемых мутагенов может облегчить работу исследователей и во многом определить успех генетических исследований и селекционных программ.

ГЛАВА 10

ВНЕЯДЕРНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

В качестве материальных носителей наследственности, кроме хромосом (см. гл. 1), могут выступать также и некоторые другие компоненты клетки (пластиды, хондриосомы и т. д.), обусловливая различные формы внеядерной наследственности.

Впервые внеядерная наследственность была описана генетиками Корренсом (Correns, 1909) и Баузром (Baug, 1909) у *Mirabilis jalapa* (ночная красавица) и *Antirrhinum majus* (львиный зев).

Для внеядерной наследственности в первую очередь характерно отсутствие закономерного расщепления, известного под названием «менделевования», что вполне понятно, так как материальная основа менделевования заключается в перераспределении хромосом между дочерними клетками во время мейозиса.

Вторая характерная и очень распространенная особенность внеядерной наследственности — наследование только по женской линии.

И, наконец, третья, довольно часто встречающаяся особенность внеядерной наследственности — «соматическое расщепление», выражющееся у растений в появлении (на листьях, стеблях, цветках и плодах) полос, пятен и больших участков с измененным строением или измененной окраской.

Пластидная наследственность. Для ночной красавицы и львиного зева первые случаи внеядерной наследственности обнаружены у некоторых разновидностей под названием *status albomaculatus* (белопятнистость), и связаны с появлением на их листьях белых пятен. Белый цвет зависит от того, что в клетках хлоропласти

утратили способность образовывать хлорофилл и зеленеть на свету и остались бесцветными. Так, у расы львиного зева *A. majus albomaculata* листья испещрены неправильными желтовато-белыми

и зелеными пятнами (рис. 79), причем в одних случаях зеленые пятна на белом фоне, в других — белые на зеленом и наряду с этим есть целиком зеленые и целиком белые листья. При вегетативном размножении эта раса очень неустойчива; наряду с пестролистными ветвями все время появляются ветви с только чисто зелеными листьями и ветви, у которых все листья желтовато-белые, и при дальнейшем вегетативном размножении стойко сохраняют такую окраску.

При половом размножении цветки, возникающие на зеленых ветвях, дают начало семенам, из которых образуются зеленые растения. Цветки на белых ветвях завязывают семена, дающие начало сеянцам с белыми листьями, которые быстро гибнут из-за недостатка

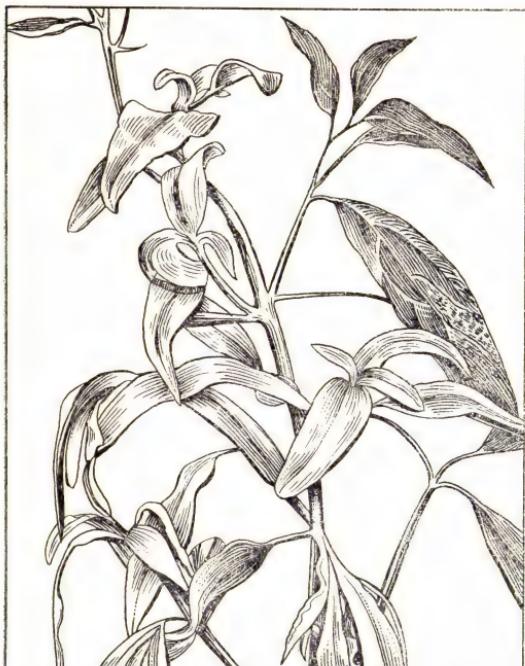


Рис. 79. Пестролистное растение *Antirrhinum majus*; снизу видны пестрые листья, выше — зеленые и белые боковые побеги, а также листья с зелеными и белыми секторами (по Хагеману)

пищи. И, наконец, на пестролистных ветвях цветки завязывают семена, из которых образуются как сеянцы с зелеными или белыми листьями, так и пестролистные. Для формирования окраски листьев семенного потомства решающее значение имеет окраска листьев побегов, на которых образовались семена. При опылении цветков зеленых побегов пыльцой, взятой с цветков на белых побегах, все потомство имеет зеленые листья, а при опылении цветков, образующихся на ветвях с белыми листьями, пыльцой цветков ветвей с зелеными листьями, все сеянцы имеют белые листья. Таким образом, окраска листьев в этом случае наследуется исключительно по женской линии. Такое наследование окраски листьев у расы *A. majus albomaculata* объясняется тем, что у нее происходит наследственное изменение пластид (хлоропластов). Оно связано с потерей способности к образованию хлорофилла и стойко передается всем пластидам, возникающим в результате их деления.

У высших растений каждая клетка в листьях содержит много хлоропластов (десятки), которые имеют сферическую, яйцевидную или дисковидную форму и размножаются путем деления. У растений, произрастающих в темноте, «хлоропласти» бесцветны и их трудно отличить от лейкопластов и некоторых других пластид. На свету нормальные хлоропласти образуют хлорофилл и приобретают зеленую окраску. Но наследственно измененные и потерявшие способность образовывать хлорофилл и на свету остаются бесцветными. Такие «хлоропласти» в дальнейшем будут названы белыми, а нормальные, способные зеленеть на свету,— зелеными пластидами.

Потеря способности синтезировать хлорофилл возникает у пластид путем мутаций и стойко сохраняется у всего «потомства», получившегося в результате многократного деления мутировавшей пластиды. Поэтому в результате такой мутации даже у одной пластиды возникают клетки, заключающие смесь нормальных и мутационно измененных («зеленых» и «белых») пластид с самыми различными сочетаниями «зеленых» и «белых». Так как деление пластид происходит независимо от деления клетки, а при ее делении имеющиеся в ней пластиды распределяются между дочерними клетками пассивно, то соотношение количества «зеленых» и «белых» пластид в клетках непрерывно меняется. В результате появляются в конце концов клетки, заключающие только «белые» или только «зеленые» пластиды. Клетки с «белыми» пластидами имеют желтовато-белую окраску. Дочерние клетки, возникающие в результате их деления, заключают только «белые» пластиды и образуют на листьях желтовато-белые полосы, а иногда имеют желтовато-белые листья или даже ветви. Способ возникновения клеток с только «белыми» пластидами, в результате случайного распределения «зеленых» и «белых» пластид, схематически показан на рисунке 80.

Существует и другая форма пластидной пестролистности, известная под названием *status paralbomaculatus*; примером ее могут служить пестролистные расы пеларгонии (*Pelargonium zonale paralbomaculata*). В этом случае пестролистность наследуется как по мужской, так и по женской линиям, и пестролистные сеянцы появляются как в скрещиваниях пестролистное растение (♀) × зеленое (♂), так и зеленое растение (♀) × пестролистное (♂).

Для объяснения разницы между характером наследования пестролистности при половом размножении в случае *status albomaculatus* и в случае *status paralbomaculatus* существует две гипотезы.

Согласно первой гипотезе, в случае *status albomaculatus* пластиды (точнее пропластиды) переносятся только яйцеклетками и совершенно отсутствуют в спермиях, в то время как в случае *status paralbomaculatus* пластиды переносятся как яйцеклетками, так и спермиями, отчего и зависит передача пестролистности как через женского, так и через мужского родителя. Согласно второй гипотезе, пластиды переносятся не только яйцеклетками, но и спермиями

как в случае *status albomaculatus*, так и в случае *status paralbomaculatus*. Однако в случае *status albomaculatus* «белые» пластиды, принесенные спермием, размножаются в зиготах намного медленнее, чем «зеленые», принесенные яйцеклеткой (или даже совсем не размножаются), и вследствие этого наличие «белых» пластид, принесенных спермием, никогда не приводит к появлению пестролистных сеянцев.

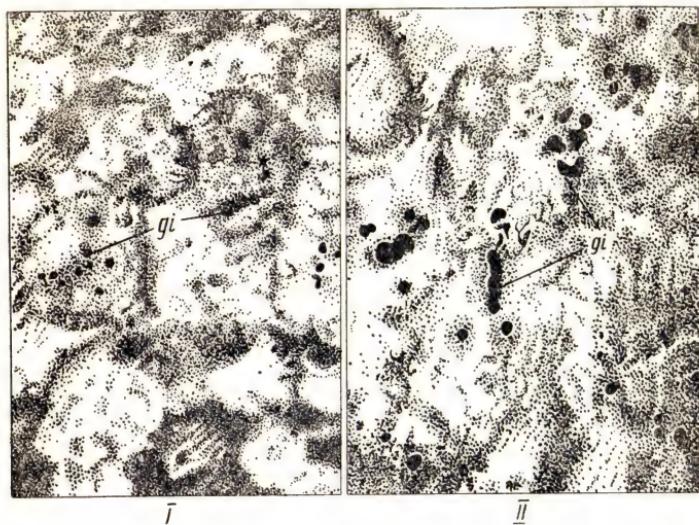


Рис. 80. Участки клеток тапетума с включенными тельцами у растения кукурузы с восстановленной fertильностью (I) и у растения с цитоплазматической стерильностью (II); *gi* — субмикроскопические тельца. Фотография под электронным микроскопом при увеличении в 33 000 раз (по Эдварсону)

В случае *status paralbomaculatus* «белые» пластиды, принесенные спермием, в зиготах размножаются также быстро или даже быстрее, чем «зеленые» пластиды, принесенные яйцеклеткой. Вследствие этого в потомстве от скрещиваний зеленое растение (♀) \times пестролистное (♂) систематически появляются пестролистные сеянцы, несмотря на то, что число «зеленых» пластид, принесенных яйцеклеткой, во много раз больше числа «белых», принесенных спермием.

В настоящее время различные типы пластидной пестролистности известны не только у львиного зева и пеларгонии, но и у ряда других растений: *Mirabilis jalapa*, *Oenothera lamarckiana*, *Himantolus japonicus*, *Plantago major* и т. д.

Хондриосомная наследственность. При хондриосомной наследственности не происходит соматического расщепления; это обусловлено большим количеством хондриосом в клетках. Характерно и

значительное преобладание наследования по женской линии, связанное с тем, что яйцеклетки переносят значительно больше хондриосом, чем спермии.

Примером хондриосомной наследственности у грибов могут служить «мутации»: «мелкие колонии» (у дрожжей) и «року» (ограниченные) *Neurospora crassa*. У этих «мутаций» инактивированы многие ферменты, обычно связанные с хондриосомами, изменено строение хондриосом и отсутствует дыхание, чувствительное к сильной кислоте.

Наследование таких «мутаций» обычно происходит по женской линии. Но у *N. crassa* с помощью особого приема (стимуляции многократного быстрого деления клеток молодого мицелия, возникшего из аскоспоры) можно получить сначала отдельные клетки, а потом и штаммы «року» в вегетативном потомстве аскоспор, происходящих от нанесения конидиоспор штамма року на протoperитеи нормального штамма (не року). Такое выявление признака року, по-видимому, следствие того, что при очень быстром делении клеток размножение хондриосом отстает от деления клеток, число хондриосом сокращается и появляются отдельные клетки, заключающие только измененные хондриосомы року, принесенные конидиоспорой от «мужского» родителя — року.

У высших растений примером хондриосомной наследственности может служить так называемая «цитоплазматическая мужская стерильность», обнаруженная у целого ряда культурных растений и широко используемая в селекции для упрощения и удешевления семеноводства линейных гибридов.

Наиболее глубоко и широко эта форма мужской стерильности изучена у кукурузы, где обнаружено два основных типа цитоплазматической мужской стерильности — техасский и молдавский. При техасском типе пыльники содержат недоразвитую, сморщенную пыльцу и никогда не выбрасываются из цветков, а при молдавском — пыльники содержат нормальную пыльцу и выбрасываются из цветков, но не растрескиваются. Цитоплазматическая мужская стерильность передается только по женской линии.

При цитологическом изучении с помощью светового микроскопа исследователям не удалось обнаружить какие бы то ни было отличия в клетках растений кукурузы с цитоплазматической мужской стерильностью. Но при использовании электронного микроскопа удалось установить наличие в клетках растений с техасским типом цитоплазматической стерильности субмикроскопических тел (за-

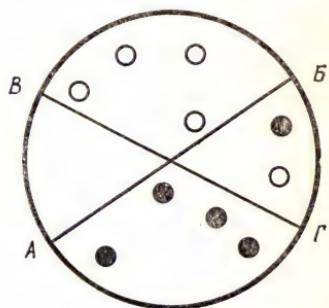


Рис. 81. Схема случайного распределения белых и зеленых пластид при клеточном делении. АБ — деление, дающее начало клетке только с белыми пластидами; ВГ — деление, не дающее начала таким клеткам

ключающих РНК), значительно более крупных, чем у растений с восстановленной фертильностью.

Диаметр этих телец у растений с восстановленной фертильностью составлял 46—52 нм, в то время как у растений с цитоплазматической стерильностью варьировал от 58 до 64 нм (рис. 81). Кроме того, у растений с цитоплазматической стерильностью эти тельца окружены зонами цитоплазмы с резко повышенной мутностью.

Цитоплазматическая мужская стерильность у кукурузы в значительной мере зависит от влияния внешних условий. К внешним факторам, содействующим восстановлению мужской фертильности у кукурузы, относятся: прохладная температура, достаточная влажность воздуха и почвы в период выбрасывания нитей, короткий день и недостаток азота в почве. Кроме того, цитоплазматическая мужская стерильность у кукурузы в значительной мере зависит от генотипа растений и фенотипически проявляется только у растений, имеющих соответствующий генотип.

Вполне понятно, что у растений с полной мужской стерильностью самоопыление невозможно. Поэтому линии с цитоплазматической стерильностью приходится опылить другими линиями или фертильными подлинениями, выделяемыми в пределах той же линии. Но результаты таких скрещиваний бывают резко различными в зависимости от генотипа линии-опылителя.

В тех случаях, когда генотип линии-опылителя благоприятен для фенотипического проявления цитоплазматической стерильности (такие линии называются «закрепителями»), все потомство обладает мужской стерильностью. Если генотип линии-опылителя неблагоприятен для фенотипического проявления цитоплазматической стерильности (такие линии называются «восстановителями фертильности»), все потомство оказывается фертильным. И, наконец, в тех случаях, когда опылитель гетерозиготен по генам-закрепителям и генам-восстановителям, в потомстве от таких скрещиваний идет расщепление на растения с мужской стерильностью и фертильные растения в соотношении 1:1 (или в других соотношениях). Одни и те же ядерные гены могут совершенно различно взаимодействовать с молдавским и техасским типами стерильности. Ген, являющийся восстановителем молдавского типа стерильности, может быть закрепителем техасского и наоборот.

Таким образом, в отношении свойства мужской стерильности у кукурузы есть далеко идущая и очень четкая взаимная зависимость между хондриосомной (цитоплазматической) и ядерной наследственностью. Цитоплазматическая мужская стерильность в настоящее время обнаружена также у сорго, лука, свеклы, пшеницы и ряда других культурных растений.

Предполагается, что, кроме пластидной и хондриосомной наследственности, существуют еще и другие формы *внеядерной наследственности*, определяемые иными компонентами цитоплазмы, чем пластиды и хондриосомы. Примерами такой внеядерной наследственности могут быть существенные различия реципрокных

скрещиваний некоторых видов мхов (*Funaria*), ряда рас *Epilobium*, некоторые случаи внеядерной наследственности у инфузорий *Paramecium* и *Didinium*, наследования некоторых особенностей кинетосом у *Paramecium*. Но эти примеры не совсем ясны и вопрос о существовании внеядерной наследственности, определяемой иными компонентами цитоплазмы, чем пластиды и хондриосомы, нуждается в дальнейшем уточнении и экспериментальной проверке.

Точно установленные примеры внеядерной наследственности малочисленны, так как в течение длительного времени изучение внеядерной наследственности резко отставало от изучения хромосомной (менделирующей) наследственности. Существенный перелом в изучении этой формы наследственности произошел только в последние годы.

Внеядерная наследственность у *Ch. reinhardi*. Основные успехи последнего времени в изучении внеядерной наследственности связаны с изучением одноклеточной зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardi*, у которой существует нормальный половой процесс и известен целый ряд хорошо изученных хромосомных генов.

При воздействии на *Ch. reinhardi* растворами антибиотика стрептомицина были получены штаммы, устойчивые к различным концентрациям стрептомицина. Более подробное изучение показало, что устойчивость к сравнительно небольшим концентрациям стрептомицина (100 μ в 1 мл) контролируется хромосомными генами и показывает правильное менделирование, а устойчивость к высоким концентрациям стрептомицина (500 μ в 1 мл) контролируется внеядерными факторами и наследуется только по женской линии. Флюктуационный тест (проверка варьирования частоты появления устойчивых клеток в образцах, взятых из одной популяции, и в образцах из разных популяций) показал, что клетки с высокой устойчивостью к стрептомицину отсутствуют в исходных популяциях до воздействия стрептомицином, а возникают только во время воздействия под прямым влиянием этого антибиотика. На основании этого некоторые исследователи пришли к заключению, что возникновение внеядерных «мутаций» с высокой устойчивостью к стрептомицину является первым случаем направленного вызывания мутаций, адекватных мутагенному фактору.

При более подробном изучении этого вопроса Рут Сейджер (Sager, 1962) установила, что стрептомицин действительно вызывает только внеядерные мутации, но эти мутации происходят в самых различных направлениях и определяют не только устойчивость к высоким концентрациям стрептомицина, но и ряд других признаков. Так, Сейджер получила внеядерные мутации: 1) единительного фактора, 2) зависимости от стрептомицина, 3) потерявшие способность к фотосинтезу и нуждающиеся в уксусной кислоте, 4) определяющие устойчивость к ниацину, актидиону и т. д. Эти исследования показали, что у стрептомицина нет специфической способности вызывать только адекватные ему мутации высокой устойчивости к этому антибиотику, а подобно всем

другим мутагенным факторам он вызывает широкий спектр самых разнообразных мутаций, причем все эти мутации внеядерные. Всего у *Ch. reinhardi* получено около 40 внеядерных мутаций.

ДНК как материальная основа внеядерной наследственности.

Вскоре возник вопрос о химической природе материальных носителей наследственности. Что это за химические вещества? Молекулы ДНК, как и для хромосомных генов? Но ведь ДНК обнаружена только в ядре. Химические вещества иные, чем ДНК? Но им не свойственна способность к авторепродукции!

В связи с этим за наиболее вероятное было признано предположение, что материальными носителями внеядерной наследственности являются особые молекулы РНК, способные к авторепродукции подобно молекулам РНК некоторых растительных вирусов и мелких бактериофагов. Но в последние годы в пластидах и хондриосомах обнаружена ДНК, строение и химический состав которой настолько отличается от строения и химического состава ДНК хромосом, что при помощи современных методов исследования можно совершенно точно отличать эти три формы ДНК друг от друга. Вместе с тем установлено, что в пластидах и хондриосомах ДНК представлена замкнутыми (кольцевыми) нитями, длиной около 5 мк, которые очень похожи на нити ДНК бактерий и вирусов. Это привело к новому пересмотру вопроса о материальной основе внеядерной наследственности.

В настоящее время общепризнано, что материальной основой пластидной и хондриосомной наследственности служат молекулы ДНК пластид и хондриосом. Помимо химических данных о наличии ДНК в пластидах и хондриосомах, это мнение основано также и на результатах чисто генетических опытов, посвященных изучению закономерностей внеядерной наследственности. Хотя признаки с внеядерной наследственностью у *Ch. reinhardi* обычно передаются через мать, но иногда (в 0,01—1% случаев) они могут передаваться и через отца, давая начало так называемым «исключительным зиготам».

Двуполая наследственность, связанная с образованием исключительных зигот, открыла возможность для изучения внеядерной наследственности при помощи методов, во многом аналогичных используемым при изучении хромосомной (менделевской) наследственности. В результате было установлено, что при образовании исключительных зигот признаки с внеядерной наследственностью распределяются в потомстве независимо друг от друга, но их перераспределение происходит не во время мейозиса, а в течение ряда постмейотических делений клеток. Основой такого перераспределения внеядерных генов, по-видимому, служит перераспределение хондриосом, заключающих соответствующие молекулы ДНК, во время этих делений клеток.

Большинство внеядерных генов в исключительных зиготах распределяется совершенно независимо друг от друга. Но между некоторыми внеядерными генами было обнаружено довольно сильное сцепление.

Сейджер объясняет это сцепление тем, что такие внеядерные гены расположены в одной молекуле хондриосомной ДНК или ДНК пластид и разделение их возможно только при разрыве или рекомбинации молекулы ДНК, что происходит сравнительно редко. Но можно предположить и то, что в некоторых хондриосомах не одна, а несколько молекул ДНК и что сцепленные внеядерные гены находятся в разных молекулах ДНК, расположенных в одной хондриосоме, а разделение этих генов происходит в результате расхождения соответствующих молекул ДНК в разные хондриосомы и последующего попадания таких хондриосом в разные клетки водоросли.

Строгая специфичность мутагенного действия стрептомицина обусловлена химическим взаимодействием стрептомицина с ДНК и приводит к изменениям в молекулах ДНК, а вследствие этого к появлению различных мутаций. Чтобы взаимодействие состоялось, совершенно необходимо соприкосновение молекул ДНК и молекул стрептомицина. Однако ядерная оболочка непроницаема для стрептомицина, молекулы его не проникают в ядро и не вызывают мутаций ядерных генов. В клетку же молекулы стрептомицина проникают легко и имеют полную возможность для химического взаимодействия с внеядерной ДНК (ДНК хондриосом и пластид), что и обуславливает способность стрептомицина вызывать мутации внеядерных генов.

Двуполая внеядерная наследственность. Экспериментальное получение мутаций внеядерных генов при помощи стрептомицина и осуществление двуполого наследования внеядерных генов благодаря исключительным зиготам резко расширила возможности углубленного изучения внеядерной наследственности и содействовала быстрому накоплению нового фактического материала и переосмысливанию старых данных по этому вопросу. Но, несмотря на это, и в настоящее время внеядерная наследственность все еще остается сравнительно мало изученной областью генетики.

Рут Сейджер (1967) выяснила, что передача материальных носителей внеядерной наследственности от «отцовского» родителя у *Ch. reinhardi* мешают особые вещества в женских гаметах, препятствующие размножению их в зиготе. При облучении «женских» гамет ультрафиолетовыми лучами эти вещества разрушаются, размножение носителей внеядерной наследственности, полученных от «отца», оказывается возможным, и внеядерная наследственность передается как по материнской, так и по отцовской линии.

Разрушение угнетающих веществ, а в связи с этим и передача внеядерных признаков от «отцовского» родителя увеличивается при увеличении дозы ультрафиолетовых лучей. Если облучение выше определенной дозы, то начинается инактивация не только угнетающих веществ, но и самих носителей внеядерной наследственности в «женских» гаметах, в связи с чем передача признаков с внеядерной наследственностью осуществляется преимущественно или даже исключительно через «отцовского» родителя.

Это явление пока экспериментально показано только у одноклеточных водорослей, но очень вероятно, что и у высших растений разница между характером наследования пластид (в случаях *status albomaculatus* и *status paralbomaculatus*) зависит от того, есть в яйцеклетках такие угнетающие вещества или они отсутствуют, а также от различной активности этих угнетающих веществ.

ГЛАВА 11

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

Результаты ряда генетических исследований дали очень важные материалы для экспериментального изучения эволюции животных, растений и микроорганизмов. Получение этих материалов связано главным образом со сравнительным цитогенетическим изучением родственных видов и родов, изучением поведения отдаленных гибридов.

Пути возникновения видов. В совокупности цитогенетические данные убедительно показывают ведущую роль малых мутаций как основного материала для естественного отбора и позволяют расшифровать те пути эволюции, которые привели к возникновению ряда ныне существующих видов и действуют в настоящее время, формируя новые.

Цитологическое изучение родственных видов показало, что в пределах некоторых родов у всех видов стойко сохраняется основное число хромосом, и все виды таких родов имеют одинаковые числа хромосом или отличаются друг от друга кратным увеличением их числа. В других родах основное число хромосом довольно легко изменяется, и виды таких родов часто отличаются друг от друга потерей или добавлением одной или нескольких хромосом к основному их числу. Это показывает, что при возникновении новых видов под воздействием естественного отбора основные изменения связаны с накоплением ряда мутационных изменений, возникающих в различных хромосомах, имеющих существенное приспособительное значение и связанных с перемещением отдельных участков в пределах одной хромосомы и между разными хромосомами. Значительно реже возникновение новых видов бывает связано с изменением основного числа хромосом или с кратным увеличением их основного набора.

Сопоставление карт хромосом различных видов (в тех сравнительно немногих случаях, когда это возможно) хорошо соответствует такой трактовке генетических изменений, имеющих место при возникновении новых видов. Так, при сопоставлении карт хромосом ряда видов рода *Drosophila* и карт хромосом кукурузы (*Zea mays*) и теосинты (*Euchlaena texicana*) установлено, что в этих случаях различные виды отличаются друг от друга не только различными генами (или различными аллеломорфами одного гена), но также и различным расположением отдельных генов и ряда соседних генов (участков хромосом), расположенных у сравнива-

емых видов в разных местах одной хромосомы или даже в совершенно различных хромосомах.

Цитологическое и генетическое изучение гибридов, получавшихся от скрещивания географических рас, близких видов и далеких видов или различных родов, также убедительно говорят о большом значении постепенного накопления точковых мутаций и хромосомных aberrаций при формировании новых разновидностей и видов.

Закономерности поведения гибридов между сравнительно близкими формами и между более далекими друг от друга формами (закономерности отдаленной гибридизации), отражающие процессы, происходящие при формировании таких форм под действием естественного отбора, были изучены и систематизированы одним из крупнейших советских генетиков Г. Д. Карпеченко.

Теория отдаленной гибридизации Г. Д. Карпеченко

Г. Д. Карпеченко различает два вида скрещиваний: скрещивание близких форм и далеких форм (отдаленная гибридизация).

При скрещивании близких форм (сорта одной разновидности или близкие разновидности), которые имеют одинаковое количество хромосом и сходное строение их, хромосомы в редукционном делении у гибридов F_1 правильно конъюгируют между собой и образуют нормальные биваленты. Такие формы обычно отличаются друг от друга сравнительно небольшим количеством альтернативных признаков и в F_2 , полученном от их скрещивания, идет сравнительно простое расщепление, строго следующее правилам наследственности, установленным Г. Менделем и Т. Морганом.

При скрещивании далеких форм (далекие географические расы и различные виды) дело обстоит совсем иначе. Даже по внешнему виду такие формы сильно отличаются друг от друга. Еще больше их внутренние различия (различия их генотипов), так как у них даже внешние сходные признаки часто определяются совершенно различными наследственными факторами.

В связи с этим при отдаленных скрещиваниях расщепление приобретает очень сложный характер. Кроме того, при таких скрещиваниях часто наблюдается сильная стерильность, зависящая от неспособности «гомологичных» хромосом отцовского и материнского родителя конъюгировать друг с другом и образовывать нормальные биваленты и от несовместимости цитоплазмы одного родителя с определенными элементами ядра другого родителя.

Г. Д. Карпеченко подразделяет отдаленные скрещивания на конгруентные (лат. *congruens* — соответствовать, совпадать) и инконгруентные скрещивания.

Конгруентными он называет такие отдаленные скрещивания, «...когда родительские формы, несмотря на большое различие в генах, имеют «соответственные» хромосомы, которые могут комбинироваться у гибридов без понижения жизнеспособности и фер-

тильности их, по крайней мере, в большинстве случаев¹. К инконгруентным скрещиваниям Карпеченко относит такие: «Когда родительские формы имеют уже «несоответственные» хромосомы или иное число их, или различия в плазме, или то и другое вместе, в результате чего гибриды F_1 , а также и большая часть гибридов дальнейших поколений оказываются обычно с неправильным мейозисом, частично или совсем стерильны и нередко обнаруживают ненормальности в развитии»².

Хорошим примером конгруентных отдаленных скрещиваний могут служить гибриды от скрещивания японской разновидности ячменя *Hordeum vulgare* var. *dundar-beyi* Zhuk. с эндемичной афганской формой *H. vulgare* var. *sublatiglumatum* Vav., полученные Г. Д. Карпеченко.

Dundar-beyi — поздний, низкий, безостый ячмень с плотным колосом, а *sublatiglumatum* — низкий, остистый ячмень с недлинным, рыхлым колосом и очень большими колосковыми чешуями, вегетационный период которого на неделю короче, чем у *dundar-beyi* (рис. 82).

Гибриды F_1 от скрещивания этих форм имели узкие чешуи, а по другим признакам занимали промежуточное положение.

В F_2 расщепление было очень сложным и появились своеобразные формы: очень низкие растения; растения вдвое более высокие, чем родительские формы; растения с короткими, средними и длинными колосьями (при резко различной плотности колосьев) и, в частности, курьезные растения с длинным, но настолько рыхлым колосом, что колосок располагается на расстоянии около сантиметра и весь колосок своеобразно искривляется (см. рис. 82; растение слева). Кроме того, было обнаружено несколько различных типов по остистости и большее разнообразие по вегетационному периоду. Но вместе с тем по ширине чешуи шло расщепление в соотношении 3:1 (типичное менделевское соотношение). Единоначально выщеплялись и родительские формы или близкие к ним.

В F_3 и F_4 некоторые типы обнаружили константность, но большинство показывало расщепление признаков и дальнейшее увеличение многообразия. Единичные растения оказались стерильными, хотя и имели морфологически нормальную пыльцу.

Аналогичное поведение гибридов Г. Д. Карпеченко и его сотрудники обнаружили при скрещивании других географически отдаленных рас ячменя и ряда других культурных растений (пшеница, чечевица, горох и т. д.).

Примерно такое же или еще более сложное расщепление исследователи наблюдали при скрещивании близких видов у *Anterrhinum*, *Dianthus*, *Medicago*, *Geum* и др.

Такое сложное расщепление при отдаленных конгруентных скрещиваниях является следствием того, что географически отдален-

¹ Карпеченко Г. Д. Теоретические основы селекции растений. Л., т. 1, 1935, с. 293.

² Там же.

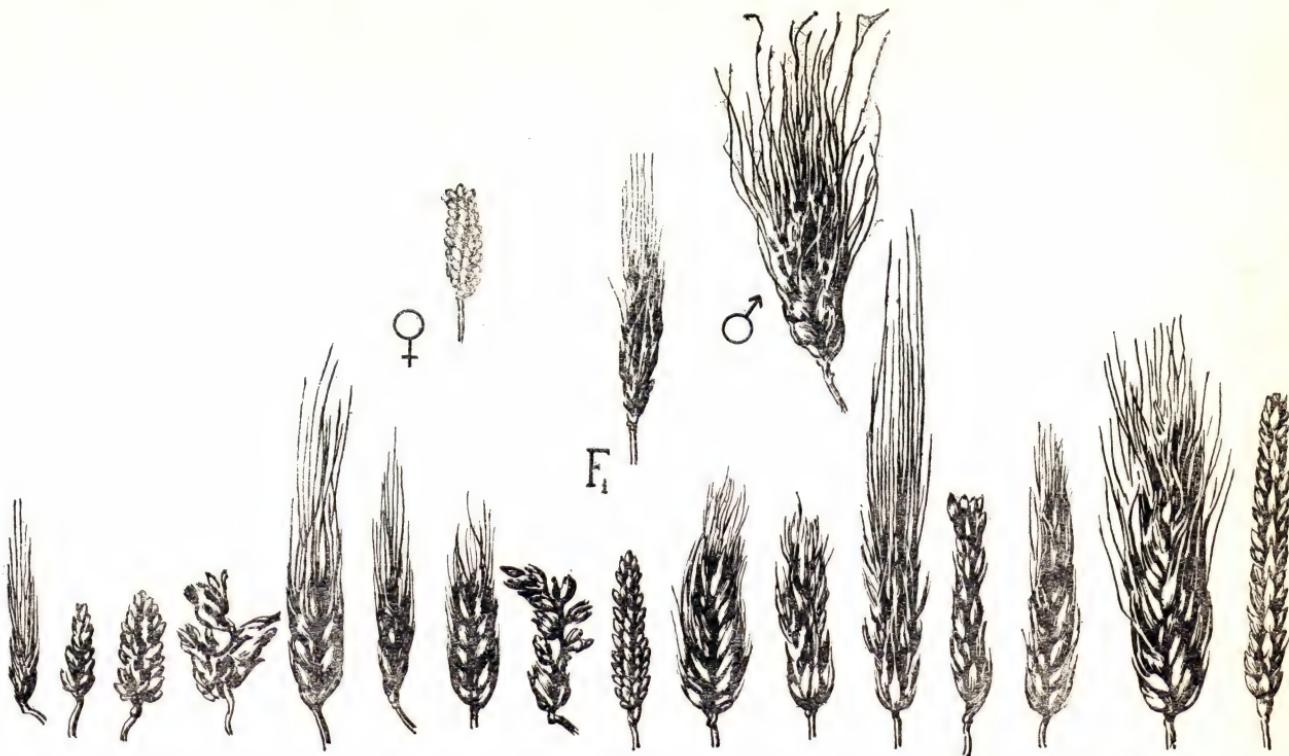


Рис. 82. Расщепление гибридов между двумя географически отдаленными разновидностями ячменя: японской *Hordeum vulgare* (Var. *Dundarbeiyi* Zhuk) и афганской (*H. vulgare* var. *sublatiglumatum* Vav.). Представлены колосья родителей F_1 и ряда форм из F_2 — F_4 (по Карпеченко)

ные разновидности и близкие виды отличаются друг от друга многими десятками и сотнями генов (эти различия возникли во время независимой эволюции далеких рас и видов после их изоляции друг от друга). Вполне понятно, что многообразные перекомбинации такого числа генов обусловливают очень сложное расщепление как в F_2 , так и в последующих поколениях и приводят к резкому усилению или ослаблению некоторых признаков и возникновению новых признаков и свойств. Вместе с тем такие скрещивания обеспечивают у гибридов резко выраженную гибридную мощность.

В связи с этим конгруентные скрещивания географически отдаленных форм еще задолго до опубликования работы Г. Д. Карпченко нашли широкое применение в селекционной работе И. В. Мичурина, где они обеспечивали, особенно у яблони и груши, сочетание положительных признаков скрещиваемых далеких географических форм и резко выраженный гетерозис полученных таким образом гибридов.

При отдаленных *инконгруентных* скрещиваниях в дополнение к очень сложному расщеплению, характерному для конгруентных скрещиваний, наблюдается еще и стерильность, часто очень сильно выраженная. Стерильность инконгруентных отдаленных гибридов зависит от четырех основных причин: 1) разницы в числе хромосом у родительских форм и, как следствие этого, отсутствия партнеров у ряда хромосом и унивалентности этих хромосом в мейозисе; 2) отсутствия конъюгации хромосом родителей в мейозисе у гибридов F_1 (даже при равном числе хромосом у исходных форм); 3) неспособности хромосом одного из родителей замещать отдельные хромосомы в геноме другого родителя (гибель гамет и понижение жизнеспособности зигот в случае такого замещения); 4) несовместимости хромосом одного из родительских видов с цитоплазмой другого.

У некоторых отдаленных гибридов встречается только одно из этих нарушений, у других — несколько или даже все 4 нарушения, что обусловливает очень высокую и трудноустранимую стерильность гибридов.

Примером инконгруентных отдаленных гибридов, стерильность которых обусловлена разницей чисел хромосом у их исходных форм, могут служить гибриды между 42-хромосомными мягкими пшеницами и 28-хромосомными твердыми пшеницами. Соматическое число хромосом у таких гибридов 35 (21+14). В редукционном делении у них обычно образуется 14 бивалентов и 7 унивалентов, что зависит от того, что 14 хромосом твердой пшеницы конъюгируют с 14 хромосомами мягкой пшеницы, давая начало 14 бивалентам, а 7 «лишних» хромосом мягкой пшеницы не имеют партнеров и образуют 7 унивалентов. Эти униваленты в анафазе I деления мейозиса расходятся в дочерние ядра без деления, вследствие чего большинство спор получают анеуплоидные числа хромосом $14+x$ (15, 16, 17 и т. д.). Иногда некоторые из таких анеуплоидных спор оказываются нежизнеспособными, что и опре-

деляет довольно высокую стерильность гибридов между мягкими и твердыми пшеницами. Но некоторые анеупloidные споры оказываются жизнеспособными и дают начало анеупloidным гаметам, которые, соединяясь между собой, дают начало гибридам F_2 , имеющим различные числа хромосом, промежуточные между 28 и 42. При этом растения с крайними числами хромосом (28 или 29 хромосом и 41 или 42 хромосомы) более плодовиты, а растения с промежуточными числами хромосом более стерильны.

В последующих поколениях при самоопылении гибридов доля растений с 28 или 42 хромосомами быстро увеличивается, а с промежуточными числами хромосом — уменьшается.

По внешнему облику 28-хромосомные гибриды, появляющиеся в F_2 и последующих поколениях, в основном подобны твердой пшенице, а 42-хромосомные — сходны с мягкой. Но это сходство далеко не полное, так как у подавляющего большинства таких гибридов наряду с большинством признаков, сходных с одним из родителей, обычно есть и отдельные признаки, заимствованные от другого родителя. Материальной основой появления таких признаков служит включение в состав хромосом одного родителя отдельных участков хромосом другого в результате обменов участками хромосом во время конъюгации их при мейозисе у гибридов F_1 , а частично у гибридов последующих поколений.

Так как пыльца у гибридов F_1 обычно бывает в высокой мере стерильна, то для получения второго и последующих поколений гибридов часто используется опыление гибридов F_1 пыльцой одного из родителей. При опылении гибридов пыльцой мягкой пшеницы получаются 42-хромосомные гибриды, а при опылении пыльцой твердой пшеницы 28-хромосомные.

В потомстве от таких скрещиваний путем отбора можно выделить формы, в основном подобные исходному сорту мягкой пшеницы, но улучшенные за счет заимствования желательных признаков от твердой пшеницы или, наоборот, сходные с исходной формой твердой пшеницы, но улучшенные за счет заимствования некоторых желательных признаков от мягкой пшеницы. И действительно, именно таким путем были получены некоторые выдающиеся сорта как мягких, так и твердых пшениц. Кроме того, такое поведение этих гибридов объясняет происхождение видов, возникших как хорошо адаптированные выщепенцы в потомстве от случайных скрещиваний разнохромосомных исходных форм.

Отсутствие правильной парности и связанная с этим стерильность гибридов между далекими, но имеющими одинаковые числа хромосом исходными формами может зависеть как от накопления очень большого количества резко различных генов, различия которых препятствуют сближению «гомологичных» хромосом и правильной парности их во время редукционного деления у гибридов, так и от перераспределения участков хромосом, не потерявших способности к сближению и конъюгации, но расположенных у скрещиваемых видов в различных частях одной хромосомы или даже в совершенно разных хромосомах.

В последнем случае у исходных форм в результате ряда инверсий и транслокаций отдельных участков хромосом порядок расположения генов в хромосомах оказывается различным. Вследствие этого конъюгация хромосом у гибридов существует, но имеет очень неправильный характер: вместо бивалентов образуются различные поливаленты и униваленты или конъюгация между хромосомами приобретает беспорядочный характер. Во всех этих случаях распределение хромосом между дочерними клетками во время мейозиса оказывается неравномерным, и у гибридов возникает более или менее высокая стерильность.

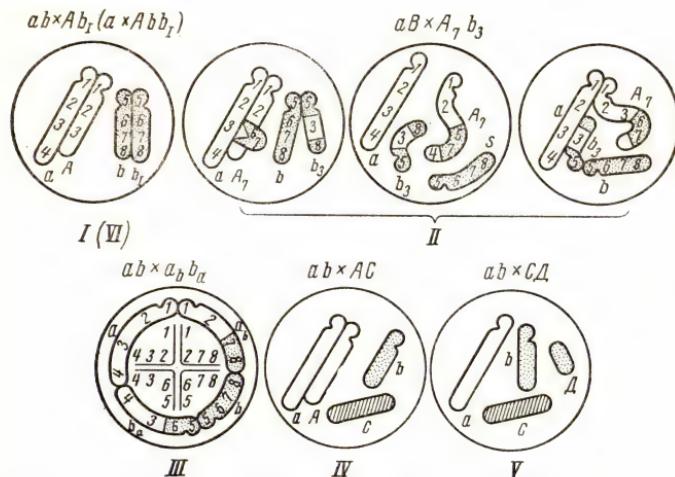


Рис. 83. Типы конъюгации хромосом у гибридов: I — нормальная конъюгация; II — неопределенная конъюгация; III — кольцевая; IV — частичная; V — отсутствие конъюгации; VI — сверхконъюгация (то же, что I, но если скрещиваются разные по числу хромосом формы, например, $a \times abb$). Гомологичные хромосомы или участки хромосом одинаково заштрихованы, концы отличаются по «головке» (по Карпеченко)

Различные формы нарушения нормальной парности хромосом у отдаленных гибридов между разнохромосомными формами, выделенные Г. Д. Карпеченко, схематически приведены на рисунке 83.

Редчено-капустные гибриды. Хорошим примером стерильности отдаленных гибридов между равнохромосомными формами, обусловленной отсутствием конъюгации хромосом, могут служить гибриды между редькой и капустой, полученные и изученные Г. Д. Карпеченко.

Гибриды F_1 , полученные путем скрещивания редьки (*Raphanus sativus*, $2n=18$) с капустой (*Brassica oleracea*, $2n=18$), несмотря на одинаковые числа хромосом у исходных форм, были в высокой мере стерильны.

У межродовых гибридов хромосомы полностью потеряли способность конъюгировать друг с другом. В профазе и метафазе I парность хромосом отсутствует и образуется 18 унивалентов. В дочерних ядрах, возникающих в результате 1 деления мейозиса, числа хромосом обычно варьируют от 7 до 11, что приводит к возникновению нежизнеспособных микроспор и макроспор с недостачей одних и излишним количеством других типов хромосом и к очень высокой стерильности гибридов F_1 .

Вследствие полного отсутствия парности хромосом в F_1 у таких гибридов изредка образуются нередуцированные микро- и макроспоры, имеющие по 18 хромосом и заключающие полные наборы хромосом редьки и капусты. Единичные семена, образуемые гибридами F_1 , чаще всего возникают в результате соединения нередуцированных мужских и женских гамет (диплоидных яйцеклеток и спермиев), происходящих от таких нередуцированных 18-хромосомных спор, имеют 36 хромосом и заключают двойной набор хромосом редьки и капусты (18 хромосом редьки + 18 хромосом капусты).

Такие амфидиплоидные редечно-капустные гибриды, названные Г. Д. Карпеченко *Raphanobrassica*, в редукционном делении образуют 18 бивалентов (два набора хромосом редьки конъюгируют между собой и образуют 9 бивалентов, и два набора хромосом капусты — также 9 бивалентов), вполне плодовиты, имеют резко выраженную гибридную мощность, по внешнему виду занимают промежуточное положение между редькой и капустой и стойко сохраняют эти особенности во всех последующих поколениях (рис. 84).

Исследования Г. Д. Карпеченко с *Raphanobrassica* хорошо демонстрируют не только своеобразные особенности поведения отда-



Рис. 84. Превращение бесплодных гибридов в плодовитые путем удвоения числа хромосом. Ветка с плодами гибридов *Raphanus sativum* \times *Brassica oleracea* с 18 хромосомами (I) и с 36 хромосомами (II) (по Карпеченко)

ленных гибридов такого типа, приводящие к образованию константнопромежуточных гибридов, которые во многих случаях дают начало не только новым видам, но даже и новым родам, но вместе с тем показывают значение удвоения числа хромосом как надежного способа устранения стерильности и закрепления основных свойств таких гибридов, что имеет большое значение для

селекции растений. Последователями Г. Д. Карпеченко позднее было получено значительное количество таких константнопромежуточных отдаленных гибридов у самых различных растений, причем некоторые из них уже дали начало очень ценным новым сортам.

Цитоплазматическая несовместимость. Примером стерильности, обусловленной несовместимостью хромосом одного вида с цитоплазмой другого вида (несовместимости генома и плазмона), могут служить гибриды от прямого и обратного скрещиваний двух видов водосбора: *Aquilegia vulgaris*, $2n=14 \times A. chrysantha$, $2n=14$. В этих скрещива-



Рис. 85. Гибриды между цветной капустой и редечно-капустными гибридами. I — цветная капуста (♀); II — гибрид; III — редечно-капустный гибрид (♂) (по Шавинской)

ниях у прямых и обратных гибридов редукционное деление протекает нормально и образуются 7 бивалентов, но часть образующихся гамет дегенерирует, и наследственное строение гибридов F_2 оказывается резко различным. У гибридов от скрещивания *A. vulgaris* (♀) $\times A. chrysantha$ (♂) F_2 в основном сходно с *A. vulgaris*, в то время как у гибридов *A. chrysantha* (♂) $\times A. vulgaris$ (♀) F_2 по большинству признаков напоминает *A. chrysantha*.

Эта резкая разница потомства от прямых и обратных скрещиваний обусловлена тем, что у прямых гибридов, получающих цитоплазму от *A. vulgaris*, гаметы с большим числом хромосом *A. chrysantha* погибают вследствие несовместимости их генома с цитоплазмой *A. vulgaris*, в то время как у обратных гибридов с цитоплазмой *A. chrysantha* погибают гаметы с большим числом хромосом от *A. vulgaris*.

Еще более интересный пример стерильности, обусловленной несовместимостью генома и плазмона, дает элиминация «капустных» хромосом при скрещивании амфидиплоидных редечно-капустных гибридов с диплоидной капустой.

В течение некоторого времени считалось, что такие гибриды вообще не удаются, так как единичные семена, которые возникали при опылении капусты пыльцой амфидиплоидов, давали начало чисто капустным растениям. Чтобы проверить это явление, одна из ближайших сотрудниц Г. Д. Карпеченко С. А. Щавинская (1935) взяла в качестве матери не одну обычную белокочанную капусту, а различные разновидности капусты: краснокочанную, цветную и однолетнюю белоцветковую, а в качестве отцовского родителя амфидиплоидные редечно-капустные гибриды: *Brassica oleracea* ($2n=18$) \times *Raphanobrassica* ($2n=36$).

От таких скрещиваний также были получены только капустные растения, но это были уже не растения белокочанной капусты, а типичные гибриды: краснокочанной капусты с белокочанной, когда в качестве матери была использована краснокочанная капуста; цветной капусты с белокочанной, когда матерью была цветная капуста; однолетней белоцветковой с белокочанной, если материнским растением была однолетняя белоцветковая капуста (рис. 85).

Из этого следует, что при таких скрещиваниях оплодотворение происходит, но в капустной плазме зиготы редечные хромосомы *Raphanobrassica* разрушаются и исчезают. В этом случае речь идет именно о разрушении в клетке зиготы всех редечных хромосом, а не об избирательном выживании зигот с преобладанием хромосом определенного типа, как в случае с гибридами *Aquilegia*.

Примером стерильности, обусловленной *неспособностью хромосом* исходных форм *взаимно заменять* друг друга, могут служить гибриды гороха палестинского *Pisum humile* ($2n=14$) и обыкновенного *P. sativum* ($2n=14$), полученные А. Н. Лутковым (1929).

Конъюгация хромосом у гибридов этих видов происходит совершенно нормально и в профазе мейозиса образуется 7 бивалентов. Но гибриды F_1 имеют резко пониженную fertильность, а в F_2 появляется большое количество совершенно бесплодных растений с резко пониженной жизнеспособностью и различными уродствами. Так, в F_2 от этого скрещивания наряду с нормальными, плодовитыми растениями было много растений с голыми стеблями в виде плетей без листьев, прилистников и усиков, растений с ланцето-видной формой листочеков и прилистников и таких, которые погибли на ранних стадиях развития и т. д., хотя все эти уродливые растения сохраняли диплоидное число хромосом гороха. Из этого следует, что хромосомы *P. humile* и *P. sativum* настолько различны, что не могут полноценно заменять друг друга. Гаметы и зиготы, в которых соединяются хромосомы разных родителей, гибнут или дают начало таким растениям, у которых нормальный ход развития резко нарушен, и поэтому появляются уродства и резко снижена жизнеспособность, хотя тенденция к парности и к образованию бивалентов у таких хромосом еще сохраняется.

На основании анализа литературных данных и результатов своих оригинальных исследований Г. Д. Карпеченко выявил и систематизировал все основные изменения, которые возникают в

ядре и цитоплазме в процессе эволюции при постепенном расхождении исходных форм и возникновении новых разновидностей, видов и родов.

За 30 лет, которые прошли после опубликования основной работы Г. Д. Карпеченко, все установленные им закономерности полностью подтвердились и был получен ряд новых экспериментальных данных, существенно дополняющих и развивающих эти закономерности.

Исследования Н. В. Цицина (пырейно-пшеничные гибриды)

Н. В. Цициным и его сотрудниками была усовершенствована методика, позволяющая выращивать в стерильных условиях, на искусственных питательных средах нежизнеспособные зародыши, выделенные из щуплых семян при скрещивании очень отдаленных форм. При помощи этой методики были получены гибриды между далекими родами злаков, изучение которых пролило новый свет на некоторые аномалии, вызываемые отдаленной гибридизацией. Так, при изучении ряда отдаленных гибридов от скрещивания пшеницы с энимусом, полученных таким путем, было установлено, что стерильность этих гибридов может зависеть от совершенно различных причин.

В одних случаях стерильность гибридов зависит от незаложения колоса, в других определяется недоразвитием пыльников и завязи, в третьих связана с гибеллю материнских клеток микроспор в процессе мейозиса, в четвертых является следствием ряда неправильностей мейозиса. После удвоения числа хромосом выяснилось, что стерильные гибриды с различными формами стерильности неодинаково реагируют на удвоение числа хромосом.

У гибридов с первым и вторым типом стерильности удвоение числа хромосом совершенно не устраниет стерильности. У гибридов третьей группы после удвоения числа хромосом мужская стерильность полностью сохраняется. И, наконец, у гибридов с четвертой группой стерильности после удвоения числа хромосом восстанавливается как женская, так и мужская fertильность. Эти результаты показывают, что стерильность у отдаленных гибридов вызывается разнообразными причинами в зависимости от тех изменений на различных ступенях индивидуального развития, которые произошли у скрещиваемых форм в процессе их дивергенции, и далеко не всегда поддается устранению путем удвоения числа хромосом.

Кроме того, исследования Н. В. Цицина ясно показали, что даже в тех случаях, когда удвоение числа хромосом приводит к нормализации мейоза, установлению правильной парности хромосом и восстановлению fertильности и константности отдаленных гибридов, все это далеко не всегда обеспечивает достижение целей, которые ставит перед собой селекционер, прибегающий к такой длительной и сложной форме селекции, как отдаленная

гибридизация. Дело в том, что для создания новых сортов путем отдаленной гибридизации нужно обеспечить строго определенные благоприятные сочетания желательных признаков исходных форм и затем закрепить эти благоприятные сочетания. Но гибриды F_1 , получаемые от скрещивания далеких форм, обычно занимают промежуточное положение между этими формами и наряду с желательными для селекционера свойствами обладают и рядом совсем нежелательных признаков и свойств. Примером может служить история выведения многолетней пшеницы путем скрещивания пшеницы с пыреем.

Приступая к решению этой задачи, Н. В. Цицин (1933) стремился соединить многолетний образ жизни и высокую морозоустойчивость пырея с культурным типом зерна и высокой урожайностью пшеницы. Путем скрещивания мягкой пшеницы с двумя видами пырея — *Agropyrum glaucum* ($2n=42$) и *A. elongatum* ($2n=70$) были получены 56-хромосомные гибриды, достаточно фертильные и константные, выделенные им в самостоятельный вид *Triticum agropyrotricum* Cicin. Но эти гибриды, сохранившие многолетний образ жизни, заключали 35 хромосом от пырея и только 21 хромосому от пшеницы, в случае скрещивания *T. vulgare* ($2n=42$) \times *A. elongatum* ($2n=70$) имели много нежелательных признаков, полученных от пырея, и не могли быть прямо использованы в качестве сортов многолетней пшеницы.

Несколько лучше обстояло дело у 56-хромосомных гибридов, полученных в потомстве гибридов F_1 , происходивших от скрещивания мягкой пшеницы с пыреем сизым *T. vulgare* ($2n=42$) \times *A. glaucum* ($2n=42$), у которых доля хромосом, полученных от пырея, была значительно меньше и в связи с этим желательные признаки пшеницы выражены сильнее. Но все же и у таких гибридов нежелательные свойства пырея были выражены слишком сильно.

Н. В. Цицин использовал 56-хромосомные гибриды для скрещивания с 42-хромосомными пшеницами. В потомстве 49-хромосомных гибридов F_1 были выделены 56-хромосомные гибриды второй генерации, возникшие в результате соединения 28 хромосом гамет F_1 между собой. У этих гибридов доля хромосом, полученных от пшеницы, была значительно выше, чем у 56-хромосомных гибридов первой генерации, в результате замены некоторых хромосом пырея хромосомами пшеницы и включения в остающиеся хромосомы пырея отдельных участков хромосом пшеницы, вследствие рекомбинаций, имеющих место у 49-хромосомных гибридов F_1 .

В связи с этим 56-хромосомные гибриды второй генерации, сохранив многолетний образ жизни, все же стояли значительно ближе к пшенице, чем к гибридам первой генерации. Среди этих гибридов оказалось возможным выделить новые сорта многолетней пшеницы, которые хотя и не соответствовали полностью идеалу многолетней пшеницы, поставленному перед собой Н. В. Цициным, но имели уже довольно значительную хозяйственную ценность и получили распространение в производстве.

Работа над получением многолетней пшеницы на этом не закончилась. Гибриды второй генерации были вновь скрещены с 42-хромосомными пшеницами и в потомстве полученных таким путем 49-хромосомных гибридов выделены 56-хромосомные гибриды третьей генерации, у которых доля хромосом, полученных от пшеницы, оказалась еще выше, чем у 56-хромосомных гибридов второй генерации.

В потомстве от скрещивания 56-хромосомных гибридов третьей генерации между собой с 56-хромосомными гибридами первой и второй генерации были выделены новые константные и фертильные формы и новые сорта многолетней пшеницы, приближавшиеся к идеалу многолетней пшеницы и имеющие очень большую селекционную и производственную ценность.

Работа над получением новых, еще более ценных сортов многолетней пшеницы продолжается и в настоящее время. При этом основная трудность состоит не в получении фертильных и константных гибридов (такие гибриды получаются сравнительно легко), а в оптимальном сочетании положительных свойств пырея и пшеницы с тем, чтобы новые сорта многолетней пшеницы в полной мере соединяли в себе морозоустойчивость и многолетний образ жизни пырея с культурным типом колоса, высоким качеством зерна и высокой урожайностью пшеницы, что сделать значительно труднее. Полное решение этой чрезвычайно трудной задачи возможно только на основе умелого использования новейших достижений генетики и цитологии, что и осуществляют в своих исследованиях Н. В. Цицин и его сотрудники.

Таким образом, в исследованиях Н. В. Цицина проявился совершенно новый стиль селекционной работы, в которой важнейшая производственная задача — получение идеальной многолетней пшеницы — органически связана с широким использованием и значительным усовершенствованием новейших методов генетики и цитологии. Отдаленные скрещивания, перевод гибридов на новый уровень полидности, регуляция желательных рекомбинаций между геномами разных видов, восстановление плодовитости и константности отдаленных межродовых гибридов — все это превратилось в обычные процедуры и органически вошло в повседневный обиход селекционной работы этого передового отряда советских селекционеров.

В результате введения в обиход лабораторных исследований методики удвоения числа хромосом при помощи воздействия на точки роста раствором колхицина, превращение стерильных отдаленных гибридов в фертильные амфидиплоиды (конечно, только в тех случаях, когда механизм стерильности допускает такое превращение) было значительно облегчено и превратилось из очень трудоемкого и далеко не всегда успешного специального исследования в легко осуществимую и почти всегда успешную лабораторную методику.

При помощи колхицина удвоено число хромосом у очень многих стерильных отдаленных гибридов и получены сотни фертиль-

ных амфидиплоидов. Среди таких искусственно полученных амфидиплоидов есть формы, очень похожие на существующие в природе амфидиплоидные виды.

Амфидиплоиды. Установлено, что 28-хромосомные твердые пшеницы заключают два различных гаплоидных набора хромосом (каждый набор состоит из 7 хромосом) *A* и *B* и их геномную формулу можно обозначить как *AABB*. У 42-хромосомных мягких пшениц три набора хромосом — *A*, *B* и *D* и геномная формула *AABBD*. Это довольно определенно указывает, что мягкие пшеницы — амфидиплоиды и одной из их исходных форм являются твердые пшеницы. Но вторая исходная форма мягких пшениц, от которой пришел набор хромосом *D*, долгое время оставалась неизвестной. Сравнительно недавно установлено, что набор *D* происходит от *Aegilops squarrosa* ($2n=14$) (рис. 86). Путем скрещивания 28-хромосомного вида пшеницы *Triticum dicoccoides* ($2n=28$) с *A. squarrosa* ($2n=14$) были получены стерильные 21-хромосомные гибриды *ABD*, путем удвоения числа хромосом у этих гибридов — 42-хромосомные амфидиплоиды, которые имели геномную формулу *AABBD*, были fertильны и оказались очень похожими на один из видов 42-хромосомных пшениц *Triticum spelta*¹ (пленчатая пшеница с ломким колосом), с которым они легко скрещиваются и дают плодовитое потомство (рис. 87).

Таким образом выяснилось, что гексаплоидные (42-хромосомные) пшеницы — амфидиплоиды, происходящие от стерильного межродового гибрида. Сходное происхождение экспериментальным путем было показано и для ряда других видов, являющихся амфидиплоидами стерильных межвидовых и межродовых гибридов:

Nicotiana tabacum $2n=48$ [*N. silvestris*, $n=12 \times N. tomentosiformis, $n=12$] $\times 2$; *Brassica napus*, $2n=38$ [*B. campestris*, $n=10 \times B. oleracea$, $n=9$] $\times 2$; *Galeopsis tetrahit*, $2n=32$ [*G. pubescens*, $n=8 \times G. speciosa$, $n=8$] $\times 2$] и ряд других.$

Все это показывает, что удвоение числа хромосом у стерильных отдаленных гибридов, приводящее к возникновению плодовитых

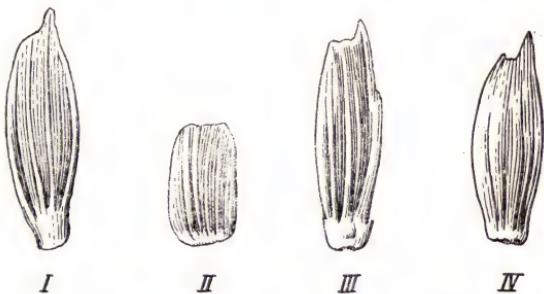


Рис. 86. Колосковые чешуи *Triticum dicoccoides* (I); *Aegilops squarrosa* (II); синтетической пшеницы спельты (III) и природной спельты (IV) (по Мак-Фаден и Сирсу)

¹ В настоящее время *T. spelta* обычно рассматривается как подвид *T. aestivum*.

амфидиплоидов, неспособных скрещиваться с исходными формами и обладающих резко выраженной гибридной мощностью, играло видную роль в эволюции высших растений и неоднократно приводило к появлению новых амфидиплоидных видов.

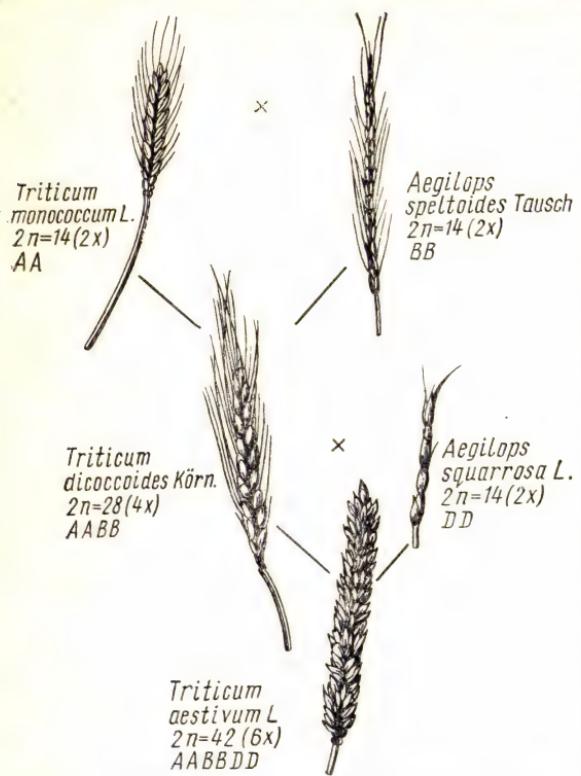


Рис. 87. Возникновение мягких пшениц. Путем скрещивания *Triticum monococcum* (*AA*) с *Aegilops speltoides* (*BB*) возникла тетрапloidная форма *Triticum dicoccoides* (*AABB*), которая при скрещивании с *Aegilops squarrosa* (*DD*) дала начало *Triticum aestivum* (*AABBDD*) (по Гюнтер)

ных растений относятся к автополиплоидам.

Аутосинтез. Обратную сторону широкого распространения автополиплоидии представляет своеобразное явление «сверхконъюгации» хромосом, известное под названием аутосинтеза (само-соединение).

Сущность этого явления состоит в том, что при скрещивании автополиплоидной формы с формой, имеющей значительно меньшее число хромосом (или с очень далекой формой, хромосомы которой не конъюгируют с хромосомами данного автополиплоида), гомологичные хромосомы наборов, многократно повторяющихся у автополиплоида, соединяются между собой и образуют бива-

Важную роль в возникновении новых видов играет также и процесс автополиплоидии. В этом случае удвоение числа хромосом первоначально приводит к появлению автополиплоидов, образующих в мейозисе значительное количество поливалентов и имеющих пониженную фертильность. Но естественный отбор быстро устраниет склонность к образованию поливалентов и все другие аномалии редукционного деления, восстанавливает нормальную плодовитость и создает фертильные, автополиплоидные виды, часто обладающие повышенной устойчивостью к ряду неблагоприятных условий внешней среды и не скрещивающиеся с исходным диплоидным видом. В настоящее время установлено, что очень многие виды дикорастущих и культур-

ленты. Это происходит за счет самосоединения, или аутосинтеза, хромосом в пределах гаплоидного числа хромосом автополиплоида, что делает характер мейозиса таких отдаленных гибридов более правильным, а фертильность их более высокой.

В некоторых случаях, когда скрещиваемые виды не слишком далеки друг от друга, наряду с аутосинтетической конъюгацией хромосом многохромосомного родителя между собой, происходит также и аллосинтетическая конъюгация хромосом малохромосомного родителя с хромосомами многохромосомного родителя, что делает характер мейозиса еще более правильным и значительно увеличивает фертильность таких отдаленных гибридов.

Таким образом, аутосинтез значительно повышает фертильность отдаленных гибридов между разнохромосомными формами, существенно облегчает возникновение новых видов путем таких скрещиваний и содействует использованию отдаленной гибридизации в селекции и при создании новых сортов путем отбора интересных для селекционеров форм в потомстве от скрещивания разнохромосомных видов. Примером такого удачного сочетания аутосинтетической и аллосинтетической конъюгации хромосом могут служить скрещивания между некоторыми разнохромосомными видами земляник.

При скрещивании клубники (*Fragaria elatior*), имеющей 42 хромосомы, с 14-хромосомными видами мелкопloidных земляник (*F. vesca*, *F. collina*, *F. nipponica*) у гибридов F_1 7 хромосом малохромосомного родителя образуют 7 бивалентов с хромосомами *F. elatior*, а хромосомы двух остальных семерок хромосом *F. elatior* попарно соединяются между собой и благодаря аутосинтетической конъюгации образуют еще 7 бивалентов. В результате этого у таких гибридов образуется 14 бивалентов, редукционное деление протекает правильно, и фертильность сравнительно высокая (рис. 88, I).

Аналогичная картина наблюдается и при скрещивании 56-хромосомной крупноплодной земляники (*F. grandiflora*, $2n=56$) с 28-хромосомной восточной земляникой (*F. orientalis*, $2n=28$). В этом случае 14 хромосом восточной земляники соединяются с 14 хромосомами крупноплодной земляники и образуют 14 бивалентов, а 14 остальных хромосом *F. grandiflora* попарно соединяются между собой и благодаря аутосинтетической конъюгации образуют еще 7 бивалентов. В результате у гибридов F_1 получается 21 бивалент, редукционное деление протекает правильно и фертильность оказывается сравнительно высокой (B). Все это показывает, что *F. elatior* и *F. grandiflora* сравнительно «молодые» автополиплоиды, у которых хромосомы многократно повторяющиеся основного набора из 7 хромосом изменены сравнительно слабо и в полной мере сохранили способность аутосинтетической конъюгации между собой.

Эти данные убедительно показывают, что автополиплоидия играла очень важную роль в эволюции рода *Fragaria*, и открывают новые возможности использования отдаленной гибридизации в

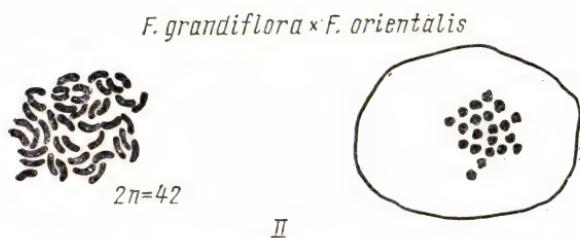
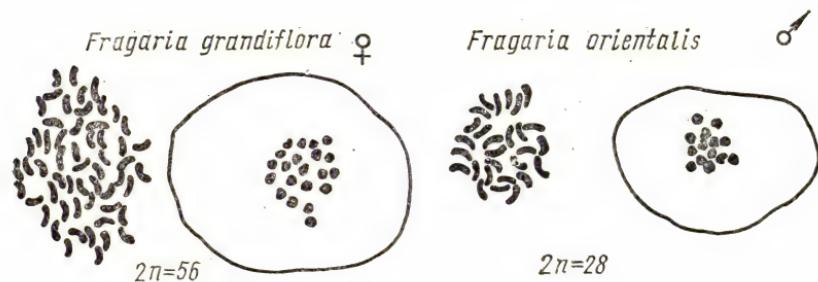
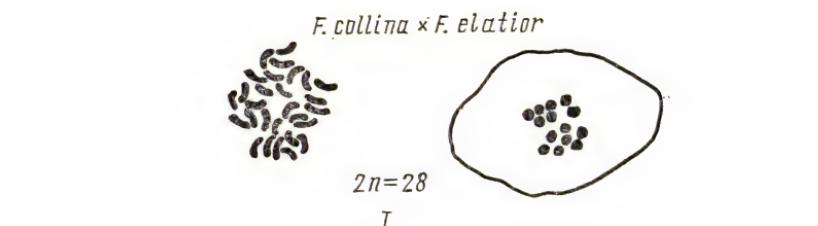
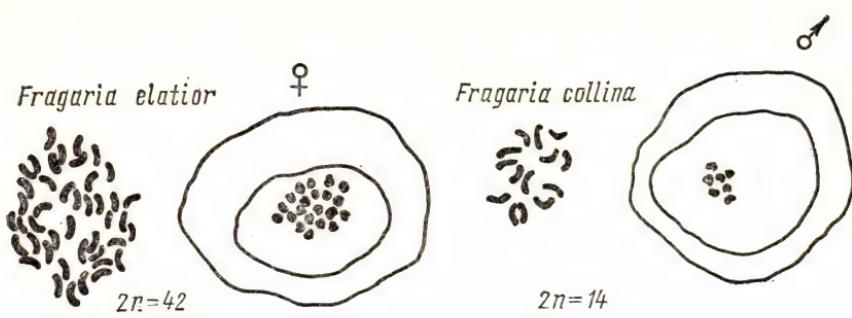


Рис. 88. Аутосинтез у межвидовых гибридов: I — аутосинтез у гибридов F_1 *Fragaria elatior* $2n=42 \times F. collina$ $2n=14$ — 14 бивалентов в диакинезе и плодовитые гибриды F_1 ; II — аутосинтез у гибрида F_1 *F. grandiflora* $2n=56 \times F. orientalis$ $2n=28$ — 21 бивалент в диакинезе и плодовитые гибриды F_1

селекции земляники. Явление аутосиндритической конъюгации хромосом у межвидовых и межродовых гибридов обнаружено также у целого ряда межвидовых и межродовых гибридов и у многих других растений: малин и ежевик, маков, хризантем, скерды и т. д.

Особенно интересны некоторые случаи аутосиндреза у скерды (*Crepis*). Так, при скрещивании многохромосомного автополиплоидного вида *Crepis biennis* ($2n = 40$) с далеким от него малохромосомным видом *C. setosa* ($2n = 8$) у гибрида F_1 было обнаружено 10 бивалентов и 4 унивалента: 10 бивалентов образовалось в результате аутосиндритической конъюгации хромосом *C. biennis*, а 4 унивалента — вследствие отсутствия партнеров у всех 4 хромосом *C. setosa*. Гибриды F_1 были фертильны и от них было получено F_2 , которое показывало сложное расщепление по многим признакам.

В F_4 было найдено одно растение, названное *C. artificialis*, оно резко отличалось от других видов и стойко передавало потомству своеобразные признаки. При цитологическом изучении *C. artificialis* было установлено, что его диплоидное число хромосом равно 24 и что в редукционном делении у него образуется 12 бивалентов. Более тщательное изучение показало, что у *C. artificialis* 20 хромосом *C. biennis* и 4 хромосомы *C. setosa*, причем хромосомы *C. setosa* представлены двумя парами гомологичных хромосом, способных попарно конъюгировать друг с другом, что и обусловливает образование 12 бивалентов в редукционном делении (10 II, образованных хромосомами *C. biennis*+2II, образованных хромосомами *C. setosa*) (рис. 89).

Таким образом, *C. artificialis* представляет собой новый вид, занимающий промежуточное положение между двумя подродами рода *Crepis* — *Eucrepis* и *Burkhansia*. Этот вид возник в результате сочетания двух различных способов видообразования — полиплоидии и анеуплоидии, осуществляющегося благодаря аутосиндритической конъюгации хромосом у исходного межвидового гибрида, и наглядно показывает, что в природе различные способы видо-

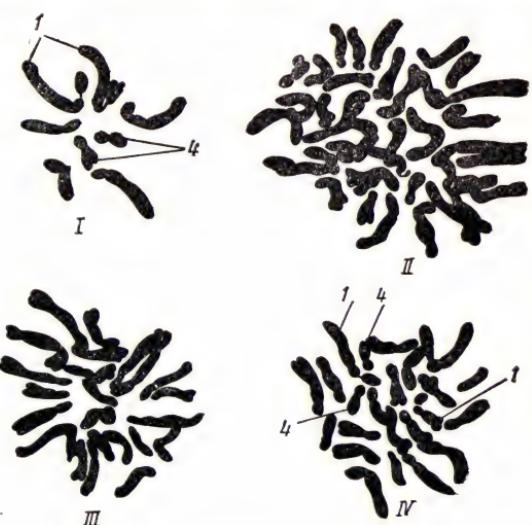


Рис. 89. Происхождение *Crepis artificialis*. I — соматические хромосомы *C. setosa* ($2n=8$); II — *C. biennis* ($2n=40$); III — F_1 гибрид *C. setosa* \times *C. biennis* ($2n=24$); IV — *C. artificialis* ($2n=24$), две пары хромосом от *C. setosa* обозначены как 1,1 и 4,4 (по Коллинсу, Холлинсхед и Авери)

образования могут переплетаться между собой, давая начало очень своеобразным новым видам.

Данные, накопленные в экспериментальной генетике, дают следующую картину наследственных изменений при формировании новых разновидностей, видов и родов. На периферии ареала исходной популяции или в своеобразных экологических нишах внутри этого ареала происходит накопление особей, обладающих рядом мутаций, которые имеют приспособительное значение в этих условиях. С течением времени количество таких мутаций значительно увеличивается, что ведет к появлению новых разновидностей и географических рас. При дальнейшей независимой эволюции таких разновидностей еще больше накапливаются различные рецессивные и доминантные мутации и генетический материал перераспределяется в пределах одной хромосомы и между различными хромосомами в результате спонтанных инверсий и транслокаций. Все это приводит к превращению таких разновидностей в новые виды: при их скрещивании получаются гибриды с неправильной конъюгацией хромосом в мейозисе и сравнительно высокой стерильностью.

Дальнейшая независимая эволюция таких видов дает новое увеличение различий в составе генов и в строении хромосом и превращает их в далекие виды или различные роды. Они теряют способность скрещиваться друг с другом или, скрещиваясь, дают полностью стерильные гибриды, у которых хромосомы родительских форм совершенно не конъюгируют друг с другом и в метафазе I деления мейозиса образуются только одни униваленты.

Возникновение автополиплоидов или аллополиплоидов приводит к изоляции полиплоидных форм от исходных диплоидов, существует накоплению адаптивных мутаций и значительно ускоряет процесс формирования новых видов. Скрещивание разновидностей и видов, находящихся в разных ступенях этого постепенного расхождения, дает гибриды, свойства которых отражают изменения, произошедшие в генотипах скрещиваемых форм, и раскрывают перед исследователями интимные особенности процессов формирования новых видов и родов.

ГЛАВА 12

ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

В экспериментальной генетике получены существенные данные о динамике изменения наследственных свойств популяций, отражающие закономерности микроэволюции. Эти данные убедительно говорят о том, что эволюция популяций в значительной степени зависит от характера размножения составляющих их особей и

протекает совершенно различно у популяций перекрестников, самоопылителей, апомиктов и организмов с бесполым размножением.

Динамика популяций у самоопылителей. Виды слагаются из совокупности популяций и изменения, происходящие в популяции в результате перераспределения наследственных факторов и отбора, определяют микроэволюцию, с которой начинается расчленение существующих видов на разновидности и зарождение новых видов.

Совокупность различных наследственных факторов, которыми обладают организмы, входящие в популяцию, называется *генофондом* популяции. Генофонд популяции с течением времени меняется: с одной стороны, он обедняется в результате вымирания организмов, заключающих определенные гены, а с другой — обогащается благодаря мутациям, дающим начало новым генам и спонтанным скрещиваниям с другими популяциями. Решающее значение для изменения генофонда популяций имеет воздействие естественного отбора, который устраниет организмы с признаками, имеющими на данном этапе отрицательное значение в борьбе за существование, и действует организмам с положительными признаками. Но так как естественный отбор имеет дело только с уже проявившимися признаками, т. е. с фенотипом организма, то рецессивные гены, определяющие отрицательные признаки, до тех пор, пока находятся в гетерозиготном состоянии, избегают воздействия естественного отбора и устраняются им только после того, как переходят в гомозиготное состояние.

Динамика популяций самоопылителей сравнительно проста, так как в них все рецессивные гены, возникающие в результате спонтанных мутаций, быстро переходят в гомозиготное состояние и подвергаются воздействию естественного отбора.

У облигатных самоопылителей популяции представляют собой смеси чистых линий (чистая линия является самоопыленным потомством исходного гомозиготного организма и вследствие этого все индивидуумы, входящие в состав чистой линии, генетически совершенно однородны (см. гл. 19). Чистые линии в динамике популяции совершенно не скрещиваются друг с другом и не обмениваются генами, оставаясь неизменными в длинном ряду последовательных поколений. Воздействие естественного отбора на такие популяции состоит главным образом в действии усиленному размножению одних чистых линий и увеличении доли таких линий в последующих поколениях и в уменьшении абсолютной численности и доли в популяции (или даже в полном устраниении) других чистых линий.

Прогрессивная эволюция популяции самоопылителей совершается исключительно за счет спонтанных мутаций. При этом организм, в образовании которого участвует гамета, несущая рецессивную мутацию, например a , оказывается гетерозиготным — Aa . Но еще Мендель установил, что при самоопылении гетерозигот доля таких растений быстро уменьшается. Так, для гипотетического случая, где каждый организм производит только 4 потомков, Мендель вывел следующую формулу изменения доли гетерозигот

и гомозигот в последовательных поколениях (при полном самоопылении): $(2^n - 1) AA : 2Aa : (2^n - 1) aa$, где n — число поколений. Согласно этой формуле уже в десятом поколении исходного гетерозиготного организма на две гетерозиготные особи должно приходиться 1023 организма, гомозиготных по рецессивному гену и столько же организмов гомозиготных по доминантному гену. Эта формула сохраняет свое значение и для организмов, оставляющих любое число потомков, при условии, что число потомков у гомозигот и гетерозигот одинаково.

Таким образом, в популяциях самоопылителей все рецессивные мутации очень быстро переходят в гомозиготное состояние, фенотипически проявляются и подвергаются воздействию естественного отбора (вполне понятно, что доминантные мутации проявляются фенотипически сразу и сразу же поступают на суд естественного отбора). В результате этого все мутации, вызывающие различные уродства, ослабление и стерильность или просто признаки, уменьшающие приспособленность организма к существующим внешним условиям, отмечиваются естественным отбором и в генофонде популяций сохраняются только гены, определяющие признаки и свойства, которые имеют положительное приспособительное значение. Именно отсутствие в генофондах популяций самоопылителей генов, определяющих различные летальные, полулетальные и просто вредные признаки, позволяет таким популяциям безнаказанно размножаться в течение многих поколений путем самоопыления, не подвергаясь угнетению и вырождению.

Положительными особенностями популяций самоопылителей, позволяющими им сохраняться и процветать и обусловившими само возникновение такой формы размножения, являются: 1) независимость оплодотворения от переноса пыльцы ветром или насекомыми и возможность резкого сокращения количества образующейся пыльцы; 2) увеличение эффективности действия естественного отбора в связи с наследственной устойчивостью всех отбираемых организмов; 3) быстрый переход в гомозиготное состояние и фенотипическое выявление всех рецессивных мутаций, что увеличивает изменчивость и доставляет материал для действия естественного отбора; 4) отсутствие накопления летальных и полулетальных генов.

У популяций самоопылителей есть и отрицательные особенности, резко ограничивающие возможность быстрой, прогрессивной эволюции их: 1) отсутствие обмена наследственной информацией между разными чистыми линиями, исключающее возможность возникновения новых сочетаний положительных признаков разных чистых линий, 2) отсутствие возможности переноса положительных мутаций из одной линии в другую и сочетания положительных мутаций, появляющихся в разных линиях, 3) быстрое исчезновение минус-мутаций, происходящее прежде, чем могут быть проверены все сочетания их, которые могли бы дать положительный адаптивный эффект, 4) невозможность появления и закрепления гибридной мощности (гетерозиса).

Вследствие этих отрицательных особенностей облигатного самоопыления виды и популяции с абсолютным облигатным самоопылением встречаются исключительно редко.

У подавляющего большинства самоопыляющихся растений более или менее часто (обычно сравнительно редко) происходят спонтанные скрещивания и вследствие этого имеет место обмен генетическим материалом (наследственной информацией) между различными «чистыми линиями», входящими в состав популяций.

Такое факультативное самоопыление позволяет сохранить все преимущества облигатного самоопыления и вместе с тем устранить большинство недостатков этой формы размножения и, по-видимому, имеет преимущество в борьбе за существование, так как оно свойственно многим высокоорганизованным, широко распространенным и процветающим видам и популяциям.

Основные особенности популяций самоопылителей (как с облигатным, так и с факультативным самоопылением) подробно изучены многими генетиками и селекционерами в отношении устойчивости и возможности изменения этих особенностей под воздействием естественного или искусственного отбора. Эти исследования проводились как с естественными популяциями (разновидности и сорта), так и с искусственными, составленными путем смешивания ряда чистых линий с различными наследственными свойствами. Результаты опытов имеют существенное значение как для понимания эволюции, происходящей под воздействием естественного отбора, так и для составления различных селекционных программ при выведении новых сортов у растений-самоопылителей.

Динамика популяций перекрестников. Динамика популяций перекрестников значительно более сложна, чем динамика самоопылителей. Непрерывные скрещивания обусловливают широкий обмен наследственной информацией между организмами, входящими в состав популяции, задерживают переход в гомозиготное состояние и фенотипическое проявление рецессивных генов и содействуют накоплению в генофонде таких популяций рецессивных легальных и полулетальных генов.

Основополагающее значение для генетического изучения эволюционных процессов в популяциях перекрестников имеют исследования профессора Сергея Сергеевича Четверикова (1880—1959 гг.). В статье «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики»¹ он первым поставил вопрос о том, что равновесие различных генотипов в популяциях перекрестников представляет важнейшее звено эволюционного процесса. Четвериков утверждал, что равновесное распределение генотипов и изменение концентрации генов осуществляется только под влиянием внешних факторов, таких, как отбор и давление новых мутаций.

В настоящее время эти положения С. С. Четверикова получили всеобщее признание, хотя вместе с тем, в результате исследований

¹ Журн. «Экспериментальная биология», сер. II, том 2, № 1, 1926, с. 3—54.

Н. П. Дубинина и ряда других генетиков, установлено, что при резких, периодических изменениях численности популяций происходит и чисто случайное изменение равновесия генотипов популяций на основе генетикоавтоматических процессов — так называемый *дрейф генов*.

Популяции перекрестников имеются у раздельнополых растений и животных и у ряда гермафродитных растений. Вполне понятно, что у раздельнополых организмов половое размножение всегда происходит только путем скрещивания мужских и женских особей и в популяциях, образуемых ими, перекрестные скрещивания — единственная форма полового размножения. Но в популяциях перекрестников, образуемых гермафродитными растениями, наряду с перекрестным опылением возможно и самоопыление.

Своеобразный характер генофонда таких популяций, заключающего значительное количество различных летальных и полулетальных рецессивных генов, неизбежно оказывается на потомстве, возникающем от самоопыления, для которого характерно резкое ослабление и появление ряда нежизнеспособных или стерильных растений. Дело в том, что при самоопылении рецессивные летальные и полулетальные гены, находящиеся у родительского растения в гетерозиготном состоянии и не проявлявшие вследствие этого вредного действия, у $\frac{1}{4}$ потомков переходят в гомозиготное состояние и фенотипически проявляется, что и приводит к ослаблению или гибели таких потомков. При повторных самоопылениях в ряде последовательных поколений это ослабление, известное под названием *инбрейдной депрессии*, проявляется еще сильнее, хотя вместе с тем однородность таких самоопыляемых потомств резко увеличивается, приближаясь в конце концов к однородности чистых линий. Эта особенность потомств, возникающих при самоопылении растений, входящих в состав перекреcтноопыляющихся популяций, имеет очень большое значение как для правильного понимания эволюции популяций перекрестников, так и для правильного составления селекционных программ при выведении новых сортов у перекреcтноопыляющихся растений.

Аналогичное поведение обнаружено и в популяциях перекрестников, состоящих из раздельнополых организмов, где при скрещиваниях в близких степенях родства (между братьями и сестрами или родителями и детьми) наблюдаются ослабление потомства и появление различных уродств, но в несколько менее резкой форме, чем при принудительном самоопылении гермафродитных перекреcтноопыляющихся растений. И в этом случае депрессия и появление уродов и нежизнеспособных потомков обусловлены переходом в гомозиготное состояние различных летальных и полулетальных генов. Но так как при кровных скрещиваниях переход таких генов в гомозиготное состояние совершается значительно медленнее, чем при принудительном самоопылении, то вполне естественно, что как депрессия, так и появление уродов выражены слабее.

Повышение гомозиготности или появление депрессии, правда в более слабой, но все же заметной форме наблюдаются и при скре-

щиваниях в более далеких степенях родства (двоюродные и гроюродные скрещивания) как у раздельнополых, так и у гермафродитных организмов.

Эта тесная связь между повышенiem гомозиготности и появлением депрессии в популяциях перекрестников была доказана и подробно изучена селекционерами в процессе их работ, направленных на выведение новых пород домашних животных и новых сортов культурных растений, и генетиками в специальных модельных опытах.

Таким образом, для сохранения фенотипической однородности и высокой жизнеспособности популяций перекрестников совершенно необходимо постоянное, широкое и свободное скрещивание между особями популяции, не находящимися между собой в близких степенях родства (панмиксия). Для обеспечения таких скрещиваний и служат возникшие под влиянием естественного отбора приспособления цветков для переноса пыльцы ветром и особенно для переноса ее насекомыми и сохранение способности к самоопылению только в качестве резерва на крайний случай, когда перекрестное опыление окажется невозможным. Ту же роль выполняют различные механические приспособления, некоторые инстинкты и различные формы самостерильности и перекрестной стерильности, препятствующие скрещиваниям между близкими родственниками или делающие такие скрещивания бесплодными.

Популяциям перекрестников свойственны преимущества, повышающие их шансы в борьбе за существование и обусловливающие широкое распространение перекрестного оплодотворения: 1) высокая гетерозиготность популяций, обусловливающая резко выраженную гибридную мощность (гетерозис); 2) свободный обмен наследственной информацией (генетическим материалом) между всеми организмами, входящими в популяцию, и связанная с этим возможность возникновения любых сочетаний наследственных факторов, имеющихся в генофонде популяции; 3) длительное сохранение всех рецессивных мутаций (в том числе летальных и полулетальных) в генофонде популяции, открывающее возможность фенотипического проявления и проверки сочетаний этих мутаций со всеми другими наследственными факторами, имеющимися в генофонде популяции, и закрепление всех сочетаний, имеющих приспособительное значение; 4) высокая пластичность популяций, способных быстро приспособливаться к изменяющимся внешним условиям благодаря изменению соотношения различных наследственных факторов, входящих в состав генофонда популяции.

Эти преимущества популяций перекрестников всегда сопровождаются недостатками, органически связанными с основными особенностями таких популяций: 1) гибридная мощность, свойственная популяциям, резко варьирует от одного организма к другому и комбинации с наиболее резко выраженным гетерозисом не могут быть закреплены в потомстве; 2) генофонд популяций насыщен летальными и полулетальными генами и любое нарушение сложной гетерозиготности популяций сразу же приводит к их фенотипиче-

скому выявлению и более или менее сильно выраженной депрессии; 3) фенотип организмов, входящих в такие популяции, в значительной мере основан на гетерозиготных сочетаниях и это снижает эффективность отбора; 4) популяции чрезмерно пластичны и их фенотипический облик легко меняется при изменении внешних условий.

Перечисленные особенности популяций перекрестников обусловлены тем, что при свободном скрещивании всех членов популяции распределение генотипов и фенотипов в популяции следует формуле, предложенной английским математиком Г. Гарди:

$$[q + (1 - q)]^2 = 1,$$

где q — частота встречаемости в популяции (доля) доминантного гена, а $1 - q$ частота встречаемости (доля) его рецессивного аллелеморфа.

С помощью формулы Гарди (при условии, что жизнеспособность всех гомозиготных и гетерозиготных особей одинакова, мутации генов встречаются так редко, что ими при расчетах можно пренебречь, а скрещивание особей происходит совершенно случайно и изучаемая популяция достаточно велика) по частоте гомозиготных рецессивов можно рассчитать и частоту гетерозигот. Эта частота равняется:

$$Aa = 2q(1 - q).$$

Из формулы Гарди видно, что когда рецессивный ген имеется в популяции в виде небольшой примеси и q несравненно больше $1 - q$, число гетерозигот Aa значительно превосходит число рецессивных гомозигот и только тогда, когда $1 - q$ становится сравнимым с q , количество рецессивных гомозигот будет сравнимо с количеством гетерозигот. Но в случаях, когда частота мутаций изучаемого гена настолько велика, что ею нельзя пренебречь, формула Гарди оказывается уже неприменимой.

Если аллель A , преобладающая в популяции, мутирует в аллель a с такой же частотой, с какой аллель a мутирует обратно в аллель A , то количество прямых мутаций от A к a настолько же превосходит количество обратных мутаций от a к A , насколько q превосходит $1 - q$.

Если q несравненно больше $1 - q$, то количество возвратных мутаций от a к A несравненно меньше количества прямых мутаций от A к a и при расчете динамики популяции его можно не принимать во внимание.

Если обозначить частоту мутаций от A к a как x , то с каждым последующим поколением доля рецессивных мутантных генов будет увеличиваться на x , например, x — в первом поколении, $2x$ — во втором поколении, $3x$ — в третьем поколении и т. д. Сама по себе частота мутаций обычно бывает очень мала (10^{-4} — 10^{-5} и еще меньше). Но через большое количество поколений (100 поколений, 1000 поколений и т. д.) она приводит к накоплению уже довольно значительной доли генов a в популяции и к выщеплению ощутимого количества гомозигот aa .

Это постепенное увеличение количества редких рецессивных мутаций, приводящее к постепенному накоплению их и к появлению рецессивных гомозигот, известно под названием *мутационного давления*. В результате мутационного давления редкие рецессивные мутации накапливаются, переходят в гомозиготное состояние и фенотипически проявляются.

Рецессивные мутации, имеющие положительное адаптивное значение и увеличивающие возможности организма в борьбе за существование, подхватываются естественным отбором, доля их в популяции быстро увеличивается и часто они полностью вытесняют исходную доминантную аллель, она оказывается в положении доминантного гена, понижающего шансы организма в борьбе за существование, и быстро отмечается естественным отбором.

Совсем иначе обстоит дело тогда, когда гомозиготы по рецессивному гену имеют отрицательное значение в борьбе за существование. В этом случае естественный отбор немедленно отмечает такие гомозиготы (летальные гены и гены, вызывающие полную стерильность) или резко уменьшает количество оставляемого ими потомства. Устранение естественным отбором гомозигот по таким рецессивным генам не приводит к полному устраниению этих рецессивных генов из генофонда популяции. Пока количество образующихся и отмечаемых естественным отбором гомозигот меньше количества вновь появляющихся мутаций, что имеет место, когда доля рецессивных генов очень мала, насыщенность популяции этим рецессивом продолжает увеличиваться. Только после того, как количество образующихся и устраниемых естественным отбором гомозиготных рецессивов становится равно количеству вновь возникающих мутаций, устанавливается равновесие и доля такого рецессивного гена в популяции становится постоянной.

Эта доля (точка равновесия) для различных генов бывает резко различной: она тем выше, чем больше частота мутационного возникновения такого рецессива, и тем ниже, чем больше отрицательное значение гомозигот в борьбе за существование и чем быстрее такие гомозиготы устраняются естественным отбором.

Таким образом, все достаточно часто возникающие рецессивные мутации (в том числе и полностью летальные) в определенной доле накапливаются в генофондах популяций перекрестников и сохраняются там неопределенно долго. Правда, эти доли очень малы, но так как таких рецессивных генов очень много, то популяции перекрестников сильно насыщены различными леталями и полулеталями.

Многие рецессивные летальные гены имеют плейотропное действие, причем вторичные эффекты довольно часто оказываются не рецессивными, а доминантными или полудоминантными. Если такое вторичное действие рецессивной летали, когда она находится в гетерозиготном состоянии, оказывается полезным в борьбе за существование, то это приводит к значительному увеличению концентрации таких рецессивов, несмотря на быструю гибель всех появляющихся гомозигот.

Интересным примером таких рецессивных летальных генов, обнаруживающих плеотропное действие, является серповидноклеточная анемия у человека. У гомозигот по рецессивному гену гемоглобин эритроцитов имеет измененный состав, вследствие чего эритроциты серповидной формы и их нормальное функционирование очень затруднено. Это ведет к развитию сильной анемии, обычно заканчивающейся смертельным исходом.

У гетерозигот эритроциты сохраняют нормальную форму и только если к пробе крови добавить некоторые химические вещества, связывающие кислород, то принимают серповидную. Никаких болезненных явлений у таких гетерозигот не возникает и вместе с тем они обладают повышенной устойчивостью к тропической малярии, вызываемой *Plasmodium falciparum*. Эта устойчивость обусловлена тем, что *P. falciparum* не может усваивать аномальный гемоглобин таких эритроцитов и, проникая в них, оказывается неспособным нормально завершить цикл вегетативного размножения. Поэтому люди с генотипом *Ss* заражаются тропической малярией значительно реже, чем люди с генотипом *SS*, и даже в случае заражения малярия у них протекает значительно легче, чем у людей с генотипом *SS*.

Благодаря этому в местностях, где тропическая малярия имеет широкое распространение и вызывает очень большую смертность, гетерозиготы *Ss* имеют существенные преимущества перед гомозиготами *SS* — реже болеют тропической малярией, живут дольше и имеют более значительное потомство. Вследствие этого популяции насыщаются геном *s* и концентрация гетерозигот *Ss* достигает 25—30 %. Этому насыщению популяций геном *s* не может помешать даже ранняя смертность всех гомозигот *ss*, так как среди гомозигот *SS* заболевание тропической малярией вызывает тоже очень высокую смертность, в то время как у гетерозигот *Ss* смертность вследствие заболевания тропической малярией почти отсутствует.

Таким образом, возникает резкий контраст в концентрации гена *s* в популяциях различных местностей земного шара. Там, где тропическая малярия отсутствует, ранняя гибель гомозигот обуславливает возникновение равновесия между отмиранием фенотипически проявляющихся рецессивных гомозигот и мутационным давлением, при очень низкой концентрации гена *s*. В тех же местностях, где тропическая малярия сильно распространена, высокая смертность от малярии гомозигот *SS* и относительное благополучие гетерозигот *Ss* обуславливает резкое повышение концентрации гена *s* и доля гетерозигот *Ss* повышается до 5—10—20 %, а в некоторых случаях даже и до 30 % всей популяции.

Между распространением тропической малярии и насыщенностью популяций геном *s* есть очень далеко идущий параллелизм, что хорошо видно на рисунке 90. Аналогичная связь имеется также и между распространением тропической малярии и насыщением популяций рецессивным геном *c*, вызывающим аномальное строение гемоглобина, гетерозиготы которого (*Cc*) тоже повышают устойчивость к тропической малярии.

Обнаруженные у ряда животных рецессивные гены, вызывающие различные аномалии в строении гемоглобина, по-видимому, тоже имеют защитное значение против некоторых паразитарных заболеваний.

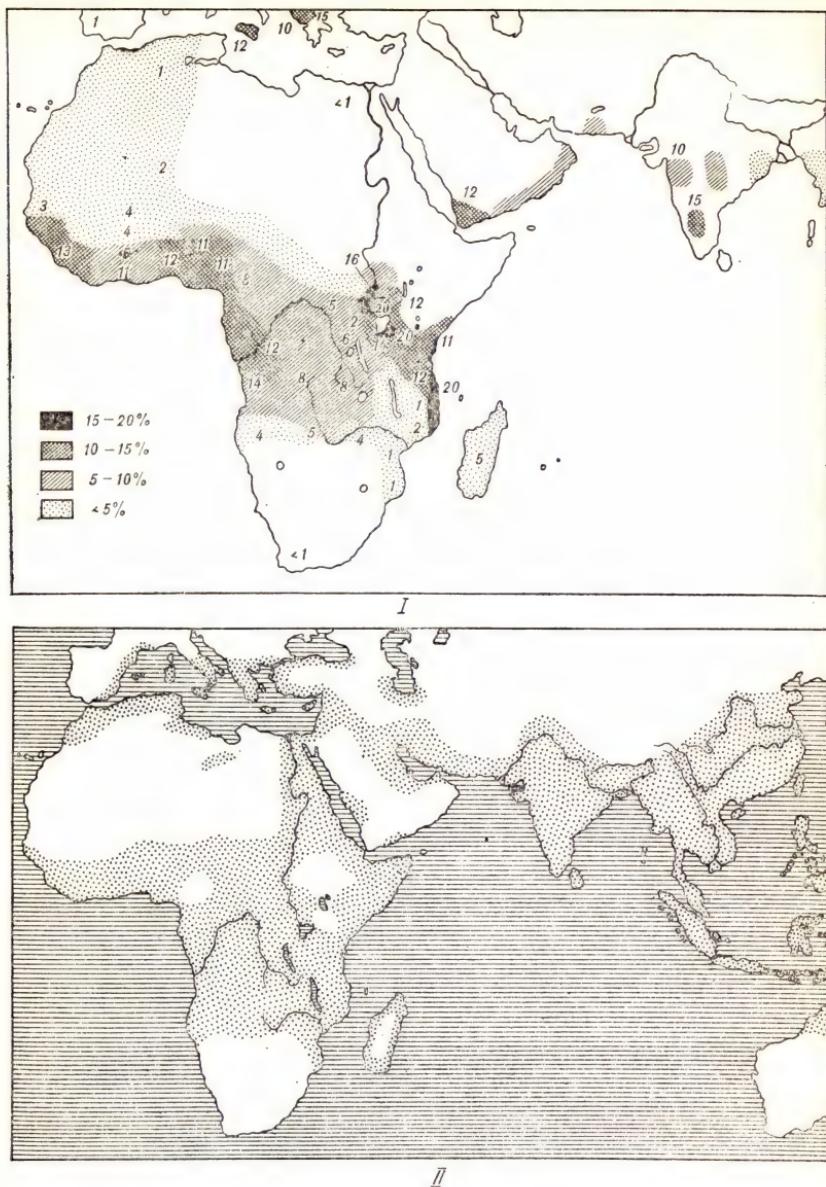


Рис. 90. Распространение серповидноклеточности среди местного населения (I) (цифры на карте обозначают процент серповидноклеточности в этих местностях); распространение *Plasmodium falciparum* и вызываемой им тропической малярии (II) (по Эфроимсону)

Таким образом, повышенная жизнеспособность и более высокая адаптивность гетерозигот во многих случаях могут резко увеличить насыщение популяций перекрестников некоторыми летальными и полулетальными рецессивными генами.

Из всего сказанного следует, что высокая жизнеспособность (гетерозис) и фенотипическая однородность популяций перекрестников зависят не от генотипической однородности, как у популяций самоопылителей и особенно у чистых линий, а от хорошо уравновешенной (сбалансированной) генотипической неоднородности. Эта уравновешенная неоднородность, обеспечивающая устойчивую фенотипическую однородность популяций, создается длительным действием отбора и определяется строго согласованным наследственным многообразием, обеспечивающим при сохранении существующих внешних условий и свободных скрещиваниях устойчивое сохранение основных особенностей гетерозиса и фенотипического единства популяций в длинном ряду последовательных поколений.

Процессы, обеспечивающие способность популяций перекрестников длительный срок сохранять свою генетическую структуру, называются *генетическим гомеостазисом*.

Основные силы, поддерживающие генетический гомеостазис, это — темп и направление мутационного процесса и сложная, внутренне согласованная гетерозиготность таких популяций. Согласованность действия этих сил создается и сохраняется непрерывно естественным отбором.

Отбор имеет дело не с отдельными признаками, а с целостными организмами — генотипами этих организмов и фенотипическим выявлением генотипов. При этом генотипы, имеющие преимущества перед естественным отбором, предпочтительно сохраняются и размножаются в потомстве, а генотипы, имеющие отрицательное значение, более или менее интенсивно элиминируются.

Степень приспособительного значения отдельных генотипов определяется силой гетерозиса и силой отрицательного давления летальных и полулетальных рецессивов.

Судьбу отдельных аллелей определяют их селективная ценность и коэффициент селекции. Селективная ценность, или дарвиновская приспособленность — это степень переживания аллелей. Для леталей и стерилей она равна нулю. Коэффициент селекции S — это степень преимущественного воспроизведения того или иного наследственного уклонения.

Отбор генотипов идет по совокупной селекционной ценности входящих в их состав аллелей. При этом на доминантные аллели естественный отбор действует непосредственно, по их фенотипическому проявлению, а на рецессивные аллели косвенно, путем воздействия на гомозиготы, так как только гомозиготы рецессивных аллелей фенотипически проявляются.

При гомеостазисе, в панмикической популяции действуют две формы отбора — движущий, или дарвиновский отбор, стремящийся увеличить приспособленность популяции к существующим внеш-

ним условиям и подхватывающий все мутации с высокой адаптивной ценностью, и стабилизирующий отбор, изучением которого много занимался И. И. Шмальгаузен. Стабилизирующий отбор стремится сохранить и повысить устойчивость уже имеющейся приспособленности популяции, устрания или нейтрализуя аллели, нарушающие эту приспособленность.

Стабилизирующий отбор действует тем сильнее, чем лучше приспособлена к существующим внешним условиям данная популяция и чем более устойчивы эти условия.

Но при быстром и резком изменении внешней среды гомеостаз и стабилизирующий отбор оказываются неспособными обеспечить дальнейшее сохранение основных особенностей популяции и свойственное ей перекрестное опыление.

Такими изменениями могут быть как географические и экологические факторы (исчезновение опылителя, уменьшение влажности, понижение температуры и сокращение вегетационного периода, разделение ареала популяции на большое количество изолированных микрорайонов и т. д.), так и биологические (полиплоидия, появление хромосомных aberrаций, физиологическая несовместимость). В таких случаях популяция исчезает или у нее происходит быстрое изменение основных свойств, приводящее к возникновению новых разновидностей или даже новых видов. При таком быстром изменении наследственных свойств и фенотипического облика популяции нередко происходит изменение самого способа размножения популяции и перекрестное половое размножение заменяется другими формами его: самоопылением, вегетативным размножением и т. д., что в свою очередь приводит к дальнейшим глубоким изменениям наследственного строения и последующей эволюции таких измененных популяций.

Структурные гибриды и пути их возникновения. Интересными примерами глубоких изменений наследственного строения и способа размножения может быть возникновение приспособлений к сохранению гибридной мощности (гетерозиса) при отсутствии перекрестного размножения (панмиксии), связанных с балансированным летальным механизмом (структурные гибриды) или с устойчивым апомиксисом.

Распространенное в Австралии растение из семейства *Lobeliaceae* — *Isotoma petrea* ($2n=14$) может служить примером начальных этапов формирования структурной гибридности. У этого вида есть характерные для всего семейства приспособления к перекрестному опылению. В засушливых условиях обитания эти приспособления часто не функционируют и оплодотворение совершается благодаря резервному механизму, обеспечивающему возможность самоопыления. Кроме того, особенно в юго-западной части ареала, *I. petrea* представлен небольшими популяциями (состоящими из десятков или немногих сотен растений), пространственно изолированными друг от друга.

Вследствие этого у популяций, сформировавшихся в условиях свободного перекрестного опыления (панмиксии), преобладают

скрещивания в близких степенях родства и самоопыление. Такое размножение у организмов, генофонд которых насыщен рецессивными летальными и полулетальными генами, приводит к появлению значительного количества нежизнеспособных сеянцев, общему ослаблению всех растений популяции (инбредная депрессия) и полному исчезновению гетерозиса. Происходящие время от времени отдельные скрещивания растений разных популяций приводят к появлению сеянцев с резко выраженным гетерозисом, но этот гетерозис сохраняется недолго из-за последующего самоопыления и кровных скрещиваний.

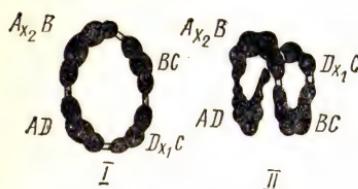


Рис. 91. Распределение хромосом, участвующих в образовании кольца из 4 хромосом при наличии альтернативного расхождения (II) и без него (I) (монтаж—дополненный и уточненный) (по Дарлингтону)

В большинстве популяций *I. petrea* довольно часто (от 10 до 30%) встречаются растения, образующие кольца из 4 или 6 хромосом в результате реципрокных транслокаций.

При некоторых сочетаниях гетерозиготности, возникающей в результате скрещивания растений разных популяций, образования колец и балансированного летального ме-

ханизма, возникновение которого существенно облегчается многочисленными различными леталями, появляются отдельные растения, у которых гетерозис в известной мере сохраняется при длительном самоопылении. Такие растения имеют существенные преимущества в борьбе за существование, закрепляются естественным отбором, размножаются и вытесняют исходные формы.

Механизм, обеспечивающий сохранение гетерозиготности и гетерозиса даже при длительном самоопылении, был изучен английским генетологом С. Д. Дарлингтоном. Возникновение его у *I. petrea* можно описать следующим образом: две пары хромосом обозначаются Ax_1BAx_2B и $CDCD$ (A, B, C, D — концевые участки хромосом, x_1, x_2 — внутренние участки хромосом). Предположим, в участках x_1 и x_2 расположены такие гены, совместное присутствие которых (в гетерозиготном состоянии) обеспечивает существенный гетерозис. При реципрокной транслокации участков x_2B и D образуются хромосомы AD и Cx_1B .

У растений с генотипом Ax_2BCx_1BADCD имеется гетерозис, образуется кольцо из 4 хромосом и возникают 4 типа спор: $Ax_2B CD; Cx_1D AB; Ax_2B Cx_1D; ABCD$, из которых только два первых имеют нормальную жизнеспособность, два других — пониженную жизнеспособность или даже совсем нежизнеспособны вследствие отсутствия участка x ($ABCD$) или наличия этого участка в двойном количестве (Ax_2BCx_1D). Но при чередующемся (альтернативном) расхождении хромосом в кольцах, что встречается у многих растений, образуются только два первых типа спор (Ax_2BCD и Cx_1DAB) (рис. 91).

Соединение гамет, возникающих из этих спор, при самоопылении дает три типа зигот в соотношении $1Ax_2B\ CD\ Ax_2B\ CD : 2Ax_2B\ CD\ Cx_1D\ AB : 1Cx_1D\ AB$, из которых зиготы $Ax_2B\ CD\ Cx_1D\ AB$ повторяют генотип родителя и благодаря гетерозиготности по участку x полностью сохраняют свойственный ему гетерозис, в то время как зиготы двух остальных типов гомозиготны по участку x и лишены гетерозиса. Таким образом, в этом случае только половина зигот сохраняет гетерозис.

Если в участках x_1 и x_2 расположены две разных рецессивных летали l_1 и l_2 (возможность этого значительно облегчается многочисленными рецессивными летальными генами генофонда исходной популяции), то зиготы, гомозиготные по участкам хромосом x_1 и x_2 , гибнут вследствие перехода в гомозиготное состояние рецессивных летальных генов l_1 и l_2 . Благодаря этому балансированному летальному механизму при самоопылении растений с таким генотипом все жизнеспособное потомство будет однородно и в то же время гетерозиготно по участку $x(Ax_2B\ CD\ Cx_1B\ AB)$, и полностью сохранит гетерозис исходной формы. В участках x_1 и x_2 , расположенных в разных хромосомах, образование хиазм сильно затруднено и кроссинговер происходит очень редко, вследствие чего обмен летальными генами и генами, определяющими наличие гетерозиса, между участками x_1 и x_2 почти не происходит, и их дальнейшая эволюция идет независимо. Вследствие этого гетерозис исходной формы при размножении ее путем самоопыления устойчиво сохраняется в длинном ряду последовательных поколений.

Правда, такое сохранение гетерозиса достигается довольно дорогой ценой — 50-процентной зиготической стерильностью, обусловленной гибелю всех зигот, гомозиготных по участкам x_1 или x_2 . Но в условиях острой борьбы за существование, когда подавляющее большинство потомства гибнет из-за инбредной депрессии и отсутствия гетерозиса, эта 50-процентная стерильность не имеет существенного значения и такие растения благодаря свойственному им устойчиво сохраняющемуся гетерозису получают преимущество в борьбе за существование и полностью вытесняют угнетенные и ослабленные вынужденным самоопылением исходные формы.

Вторая реципрокная транслокация между хромосомами Cx_1B и Ex_3F приводит к образованию зигот с генотипом $ADCx_1F\ Ex_3B\ Ax_2B\ CD\ Ex_4F$ и колец, состоящих из 6 хромосом. У таких структурных гибридов гетерозис зависит от гетерозиготности не одной пары специализированных сегментов хромосом x_1 и x_2 , а от гетерозиготности по двум парам специализированных сегментов x_1x_2 и x_3x_4 и выражен значительно сильнее.

Третья реципрокная транслокация может привести к образованию кольца из 8 хромосом и гетерозиготности по 3 парам специализированных сегментов и т. д.

Джемс (James, 1956) показал, что в юго-западной части ареала *I. petrea*, где климатические условия особенно суровые и возможно только самоопыление, распространены популяции, которые образуют кольца из строго определенного числа хромосом (4, 6+4+4

и т. д. вплоть до кольца из всех 14 хромосом) и обладают устойчивым гетерозисом, сохраняющимся благодаря кольцам и механизму балансированных леталей. При этом оказалось, что на юго-западной границе ареала в исключительно суровых условиях распространены популяции с самыми большими кольцами (кольца из 12 и 14 хромосом) (рис. 92). По-видимому, в этих предельно суровых условиях только очень сильно выраженный гетерозис, обуслов-

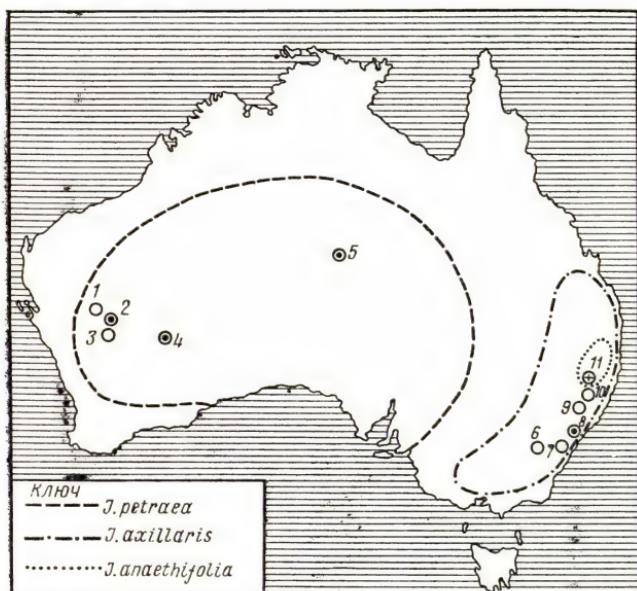


Рис. 92. Распределение популяций *Isotoma petrea* с различными множественными соединениями хромосом в Западной Австралии (по Джемсу): 1, 2, 3, 4, 5 — популяции *I. petrea* из различных мест; 6, 7, 8, 9, 10 — популяции *I. exillaris*; 11 — популяция *I. anaethifolia*

ленный наличием 5—6 пар специализированных сегментов, обеспечивает популяциям *I. petrea* успех в борьбе за существование.

Таким образом, *I. petrea* — вид, у которого можно видеть процесс возникновения структурной гибридности (гетерозиса, закрепленного реципрокными транслокациями и механизмом балансированных леталей). Популяции с кольцами из различных количеств хромосом, обнаруженные у этого вида, можно рассматривать в качестве зачинающих новых видов, так как их дальнейшая эволюция должна идти совершенно независимо друг от друга.

В роде *Oenothera* (ослинник) структурная гибридность пред-

ставлена уже во вполне законченной и сформированной форме. Гаплоидное число хромосом у видов этого рода равно 7 и среди них наряду с видами, образующими 7 бивалентов, есть много видов с кольцами из различного числа хромосом, причем число хромосом, участвующих в образовании колец, для каждого вида строго определенное.

В результате обширных генетических исследований, проведенных в основном Реннером (Renner, 1925) и Келандом (Cleland, 1931), установлено, что виды, образующие кольца, имеют 50-процентную зиготическую стерильность, структурно гетерозиготны и заключают два различных комплекса, которые состоят из многих генов, передающихся потомству всегда вместе. Комплексы, свойственные различным видам, получили особые названия: *rigens*, *curvans*, *albicans*, *hookeri*, *flavens* и т. д.

Установлено также, что гены, входящие в состав комплексов, располагаются в специализированных сегментах хромосом, где находятся также и рецессивные лятали, образующие механизм балансированных ляталий. Отсутствие кроссинговера в специализированных сегментах хромосом и обуславливает полное сцепление генов, входящих в состав комплексов.

В то же время у таких видов есть и гены, передающиеся потомству независимо от комплексов и показывающие правильное менделевование. Такие гены расположены в концевых участках хромосом, в которых образуются хиазмы и систематически происходит кроссинговер. Своебразная карта расположения генов как входящих в комплексы, так и не входящих, в хромосомах одного из видов *O. muricata*, образующего кольцо из 14 хромосом, показана на рисунке 93.

У видов, образующих 14 бивалентов, высокая fertильность, отсутствует комплексная гетерозиготность (комpleksy), а все изученные гены показывают нормальное менделевование.

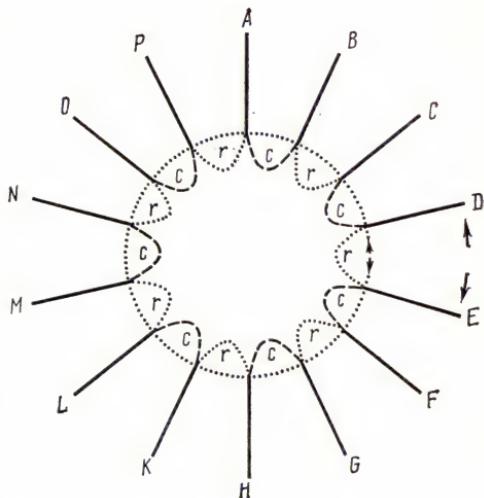


Рис. 93. Диаграмма, показывающая потенциальную кроссинговерную карту *Oenothera muricata* (по Сенсом и Филс). Строение хромосом: комплекс — *curvans*; $A_cBC_cDE_cG_cHK_cLM_cNO_cP$; комплекс — *rigens*; $B_rCD_rEF_rGH_rKL_rMN_rOP_rA$, где *c* — дифференцированный средний сегмент 7 хромосом *curvans*, *r* — тоже хромосом *rigens*. Длина внутренних сегментов показана одинаковой. Кроссинговер происходит между терминальными сегментами, обозначенными одинаковыми буквами, но не между внутренними сегментами (по Сенсом и Филс)

Ниже приведен выборочный список некоторых видов рода *Oenothera* с указанием характерных для них комплексов и характера конъюгации хромосом в редукционном делении.

Кольцо из 14 хромосом

Oenothera muricata
Oenothera strigosa

Комплексы: *curvans* — *rigens*
Комплексы: *deprimens* — *stringens*

Кольцо из 12 хромосом и одна пара

Oenothera lamarckiana
Oenothera suaveolens

Комплексы: *gaudens* — *velans*
Комплексы: *albicans* — *flavens*

Кольцо из 8 хромосом и 6 пар

Oenothera biennis

Комплексы: *rubens* — *albicans*

Кольцо из 6 хромосом и 4 пары

Oenothera rubrinervis

Комплексы: *paenevelans* — *subvelans*

Кольцо из 4 хромосом и 5 пар

Oenothera franciscana

7 пар

Oenothera hookeri
Oenothera purpurata

Виды энотеры, образующие кольца, при самоопылении или скрещивании с другими растениями того же вида дают однородное потомство и стойко сохраняют свойственный им гетерозис. Но при скрещивании с видами, образующими 7 бивалентов, их потомство разбивается на две морфологически резко различные группы. Это следствие того, что рецессивные летали, имеющиеся в каждом комплексе, не встречаются с себе подобными леталями и в сочетании с гаплоидным набором хромосом вида, образующего 7 бивалентов, дают жизнеспособных гибридов. Но гибриды, в образовании которых участвуют разные комплексы, отличающиеся друг от друга по многим генам, резко различны, что и приводит к возникновению двух различных групп гибридов при таких скрещиваниях.

В природных условиях виды энотеры, образующие кольца и заключающие комплексы, распространены в гористых местностях и представлены небольшими популяциями, изолированными друг от друга. Поэтому есть все основания считать, что у энотеры, подобно *I. petrea*, возникновение структурной гибридности связано с переходом от перекрестного оплодотворения к вынужденному самоопылению и близкородственным скрещиваниям. Но у энотеры процессшел значительно дальше и уже сформировались не отдельные популяции, а виды, образующие строго определенные кольца хромосом и заключающие хорошо дифференцированные комплексы.

Пути возникновения апомиктического размножения. Другим примером формирования механизма, приспособленного к сохранению гетерозиготности и гетерозиса при отсутствии перекрестных скрещиваний, является апомиктическое размножение. При апомик-

тическом размножении зародыши возникают из клеток материнского организма без оплодотворения. Существуют три основные разновидности диплоидного апомиксиса: 1) зародыши возникают из неоплодотворенных диплоидных яйцеклеток (диплоидный партеногенез); 2) отсутствует образование спор и зародыш формируется прямо из соматических клеток (апоспория); 3) зародыш образуется из побегов соматических клеток, проникающих в зародышевый мешок (адвентивная эмбриония). У животных известны только различные формы партеногенеза, в то время как у растений встречаются все три разновидности диплоидного апомиксиса.

У покрытосеменных растений апомиксис подразделяется еще и по признаку необходимости оплодотворения вторичного ядра зародышевого мешка для развития гибридного эндосперма, питающего апомиктический зародыш (стимулятивный апомиксис, или псевдогамия), и полной независимости от скрещивания и оплодотворения (автономный апомиксис).

Разработанная в последние годы генетическая теория апомиксиса показывает, что все разновидности диплоидного апомиксиса возникают не вследствие одного скачка — одной большой мутации, а формируются в результате совмещения строго определенных элементов апомиксиса, определяемых мутациями, которые изменяют соответствующие составные элементы нормального полового процесса. Элементы апомиксиса, сочетание которых необходимо для возникновения устойчивого апомиктического размножения, для различных разновидностей диплоидного апомиксиса резко различны, но вместе с тем для каждой из этих разновидностей необходимы строго определенные сочетания элементов апомиксиса.

Так, для стимулятивного диплоидного партеногенеза необходимо сочетание генов, определяющих выпадение редукции числа хромосом, генов, обусловливающих способность яйцеклеток развиваться без оплодотворения, и генов, исключающих возможность оплодотворения нередуцированных яйцеклеток.

Стимулятивная апоспория требует сочетания генов, определяющих образование апоспорических зародышевых мешков, и генов, вызывающих гибель гибридных зародышей, которые образуются в нормальных зародышевых мешках.

Автономный диплоидный партеногенез требует сочетания генов, обеспечивающих автономное (без оплодотворения) развитие эндосперма, с генами, необходимыми для стимулятивного диплоидного партеногенеза, которые были перечислены выше, и т. д.

Элементы апомиксиса каждый в отдельности нарушают нормальное половое размножение, не давая ничего взамен, имеют отрицательное значение в борьбе за существование и довольно быстро элиминируются естественным отбором. Некоторые сочетания этих вредных элементов апомиксиса, встречаясь вместе, взаимно нейтрализуют вредное влияние и обеспечивают возникновение определенных форм устойчивого апомиктического размножения, имеющих положительное значение в борьбе за существование.

Таким образом, для появления определенной формы устойчивого апомиксиса необходимо предварительное появление всех входящих в ее состав элементов апомиксиса и сохранение этих элементов в природе в течение срока, достаточного для обеспечения сочетаний их, приводящих к появлению организмов с соответствующими формами устойчивого апомиксиса.

Способность к вегетативному размножению и многолетний образ жизни содействуют более длительному сохранению организмов с отдельными элементами апомиксиса, обусловливающими резкое понижение плодовитости или даже полное бесплодие, что значительно увеличивает вероятность встречи гамет, образуемых такими организмами, и возникновения организмов с устойчивым апомиксисом. В связи с этим устойчивое апомиктическое размножение и встречается значительно чаще у видов, способных к вегетативному размножению, и у видов с многолетним образом жизни.

Кроме того, для закрепления и распространения в природе форм с устойчивым апомиктическим размножением большое значение имеют существенные преимущества апомиктических форм в борьбе за существование по сравнению с формами, размножающимися половым путем. Такие преимущества чаще всего возникают у видов перекрестников, утративших возможность к перекрестным скрещиваниям и вынужденных перейти к кровным скрещиваниям или самоопылению, а также у вегетативно мощных форм с резко пониженной фертильностью (что наблюдается у отдаленных гибридов и спонтанно возникающих автополиплоидов).

Эволюционное значение апомиксиса. В такой ситуации у перекрестников с вынужденным самоопылением при появлении апомиктов, возникающих в результате скрещивания и обладающих гетерозисом, свойственный им гетерозис стойко сохраняется благодаря апомиктическому размножению. Апомикты получают преимущество в борьбе за существование по сравнению с растениями, ослабленными и угнетенными вследствие вынужденного самоопыления (инцихт-депрессия). Еще больше это преимущество проявляется у стерильных отдаленных гибридов, приобретающих способность к апомиктическому размножению, так как гибридная мощность у них обычно выражена очень сильно и в дальнейшем полностью сохраняется благодаря апомиктическому размножению.

Раз появившись, гетерозисные апомикты начинают быстро размножаться и вытесняют угнетенные и ослабленные исходные формы, давая начало новым апомиктическим популяциям, разновидностям и видам. Дальнейшая эволюция таких апомиктических форм в значительной мере зависит от того, какая разновидность дипloidного апомиксиса свойственна им.

Формы с автономным апомиксисом, которым обычно бывает свойственна полная мужская стерильность (такие апомикты чаще всего возникают у стерильных отдаленных гибридов), широко расселяются и процветают до тех пор, пока сохраняются условия внешней среды, к которым они приспособлены. Но такие апомикты изменяются очень медленно, так как их эволюция основывается

только на соматических мутациях и хромосомных аберрациях, возникающих при митотических делениях клеток. Поэтому при быстрых и резких изменениях внешней среды такие апомикты часто оказываются неспособными достаточно быстро приспособиться к новым условиям внешней среды и гибнут.

Формы со стимулятивным апомиксисом, которым обычно бывает свойственна мужская fertильность, обеспечивающая оплодотворение вторичных ядер и образование гибридного эндосперма (такие апомикты чаще всего возникают у форм, вынужденных к переходу от перекрестного размножения к самоопылению), вначале имеют меньше преимуществ, чем апомикты первой группы (так как гетерозис у них выражен слабее), и расселяются медленнее. Но зато у них сохраняется способность к скрещиваниям с исходными формами, в которых они выступают в качестве отцовского родителя, и даже к скрещиваниям между апомиктами, так как апомиксис у них часто бывает не абсолютным. Это приводит к насыщению исходной популяции генами, контролирующими различные элементы апомиксиса, и многократному появлению новых апомиктов, обладающих все более и более сильным гетерозисом. После широкого расселения таких вторичных апомиктов и вытеснения исходных половых форм возникает очень пестрая популяция, состоящая из апомиктов различных генераций. В такой популяции (или виде, если популяция превращается в вид) все же сохраняется способность к скрещиваниям между апомиктами, так как у ряда апомиктов, ее составляющих, апомиктическое размножение не абсолютно. В результате такие апомиктические формы оказываются очень пластичными, так как их эволюция идет не только благодаря отбору среди исходных апомиктов и вновь возникающих мутантов, но и благодаря появлению новых апомиктов путем спонтанных скрещиваний между факультативными апомиктами.

Такие апомикты могут успешно приспособливаться к быстрым и резким изменениям внешних условий, сохраняются в природе в течение очень долгого срока и дают начало систематическим единицам высшего порядка — апомиктическим подродам и родам.

У растений широко распространены все 6 разновидностей диплоидного апомиксиса, перечисленные выше. При этом они в одних случаях встречаются в виде редкой примеси в половых популяциях, в других случаях составляют целые апомиктические популяции, а в третьих — являются единственной формой семенного размножения для целого вида или даже группы родственных видов.

Во многих случаях апомиктические популяции и виды имеют широкое географическое распространение и представлены очень большим числом индивидуумов. Важно отметить, что апомиктические разновидности и виды особенно часто встречаются в наиболее высокоорганизованных семействах: у сложноцветных среди двудольных и у злаков среди однодольных. У животных апомиктическое размножение встречается значительно реже и известны только различные формы диплоидного и гаплоидного партеногенеза. Однако и у животных апомиктические разновидности известны у

самых разнообразных представителей животного мира (земляные черви, жуки-долгоносики, некоторые рыбы, ящерицы и т. д.).

Своебразная форма апомиксиса, встречающаяся только у животных,— чередование партеногенеза и полового размножения у коловраток, дафний, орехотворок, тлей и т. д. Такие формы партеногенетически размножаются обычно в те времена года, когда создаются условия, особенно благоприятные для быстрого размножения — это приспособление для возможно более быстрого размножения и возможно более полного освоения таких условий. При наступлении неблагоприятных условий (чаще всего осенью) вместо партеногенетических самок образуются самцы и самки, которые дают половое потомство, хорошо приспособленное к выживанию в неблагоприятных условиях.

Из этого следует, что апомиктическое размножение широко распространено в природе как у растений, так и у животных, является очень совершенным механизмом для стойкого сохранения гетерозиса и выполняет важную роль в эволюции многих живых организмов.

Третьим способом (после структурных гибридов и апомиксиса) сохранения гибридной мощности, выступающим при утрате способности к перекрестному размножению, является вегетативное размножение. Но чисто вегетативное размножение у растений связано с утратой способности к образованию семян и рядом серьезных затруднений для расселения на большие расстояния, а у высокоорганизованных животных вообще трудно осуществимо. Поэтому у высших растений и высших животных вегетативное размножение очень редко бывает единственной формой размножения разновидностей и видов. В этих редких случаях такие вегетативно размножающиеся разновидности оказываются очень консервативными, их наследственная изменчивость целиком зависит от вегетативных мутаций и хромосомных aberrаций, а характер эволюции во многом сходен с эволюцией форм с облигатным (автономным) апомиксисом.

У низших организмов эволюция форм с бесполым размножением имеет совсем другой характер в связи с их гаплоидностью, резко облегчающей выявление рецессивных мутаций и наличием у них ряда процессов, в значительной мере заменяющих отсутствующее половое размножение.

ГЛАВА 13

ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА

Генетика человека имеет исключительно большое значение как с теоретической, так и с практической точек зрения. Обычные методы экспериментальной генетики — изучение потомств от строго контролируемых, искусственных скрещиваний и получение мутаций при помощи воздействия мутагенными факторами — в генетике человека по вполне понятным причинам не применимы. В генетике человека разработаны и успешно используются своеобразные при-

емы исследования, которые в совокупности дают вполне удовлетворительные результаты.

Основные методы генетики человека. В генетике человека широко используются следующие методы: 1) изучение культур тканей; 2) статистический сбор материалов о распространении отдельных

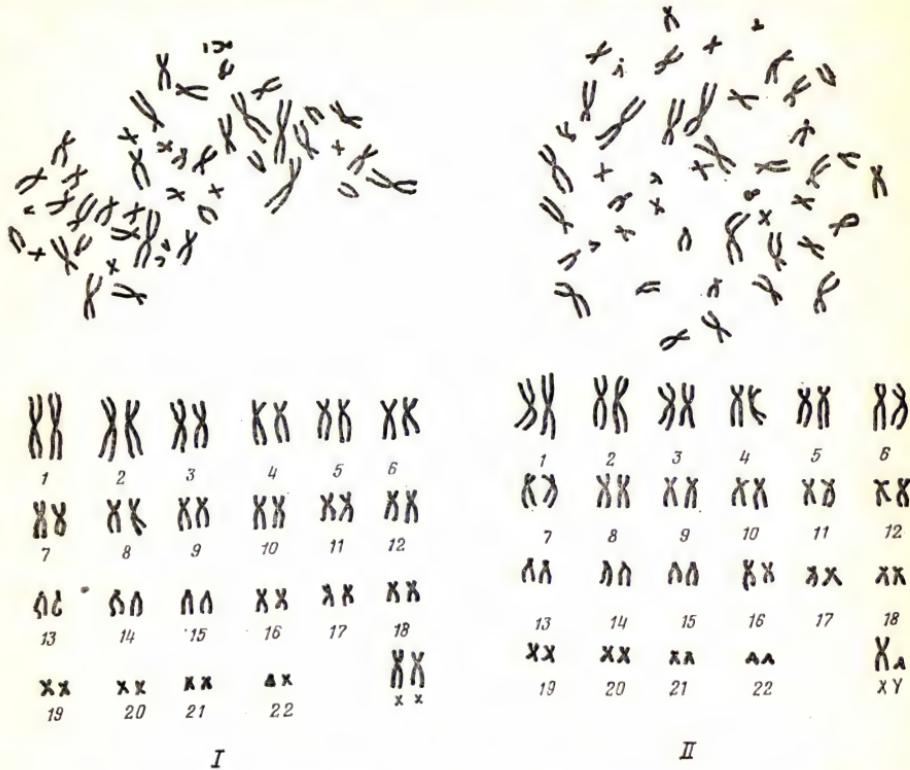


Рис. 94. Хромосомный комплекс и кариограмма женщины (I); хромосомный комплекс и карнограмма мужчины (II) (по Эфроимсону)

признаков в различных популяциях; 3) изучение генеалогий отдельных семей и групп, родственno связанных семей; 4) сравнительное изучение однояйцовых и разнояйцовых близнецов.

В генетике человека широко используются как кратковременные, так и длительные культуры различных тканей человека. Кратковременные культуры тканей (лейкоцитов и клеток костного мозга) обычно используются для определения чисел хромосом. Использование делящихся клеток таких культур вместо делящихся клеток гонад, что практиковалось раньше, резко расширило возможности использования цитологического анализа для клинических целей и привело к открытию у человека во многих случаях хромосомных аномалий и хромосомных болезней.

Цитологические исследования последних лет, основанные на использовании клеток из временных культур тканей, приготовлении

давленых препаратов и укорочении хромосом при помощи воздействия растворами колхицина, показали, что у человека в соматических клетках 46 хромосом; в число их входят 22 пары аутосом и одна пара половых хромосом. У женщин имеется две одинаковые половые хромосомы, обозначаемые как *X*-хромосомы, а у мужчин одна *X*-хромосома и одна маленькая мужская половая хромосома, обозначаемая как *Y*-хромосома. (Согласно международной классификации, принятой Денверской конференцией, аутосомы человека обозначаются цифрами в порядке их убывающей величины от 1 до 22, а половые хромосомы — буквами *X* и *Y*) (рис. 94, I, II).

Длительные культуры тканей тесно связаны с методикой обработки измельченных тканей трипсином, приводящей к растворению белковых веществ, связывающих клетки тканей. Эта методика разработана Дюльбеко (Dulbecco, 1952). Она позволяет получать однослойные культуры клеток, происходящие от немногих клеток или даже от одной отдельной клетки. Однослойные культуры клеток раковых опухолей человека широко используются при выращивании некоторых вирусов для получения различных вакцин и сывороток и для изучения вирусов. Производство таких однослойных культур в некоторых странах уже приняло промышленный характер.

К однослойным культурам тканей можно применять генетические и селекционные приемы, используемые в генетике и селекции микробов. Таким путем у некоторых культур тканей получены наследственно измененные линии и выделены селекционные линии, обладающие полезными для человека хозяйствственно ценными признаками.

Примером таких форм может служить культура ткани *He-La*, первоначально выделенная из раковой опухоли женщины. У этой культуры в результате селекции получено много устойчивых линий, обладающих самыми разнообразными свойствами: одна из линий может расти на питательной среде с кровяной сывороткой лошади, вместо дефицитной сыворотки человека, которая необходима для исходной формы; другая — обходится совсем без сыворотки; третья приспособлена к использованию ксилозы в качестве единственного источника углерода, четвертая использует для этой цели молочную кислоту и т. д.

Длительные культуры тканей человека широко используются для выяснения их устойчивости к различным ядам, чувствительности к ионизирующей радиации, чувствительности или, напротив, устойчивости к вирусам, способным вызывать местные некрозы и т. д.

Таким образом, генетические исследования, проводимые на длительных культурах тканей, в известной мере восполнили ограничения методов генетических исследований на людях. Но при проведении таких исследований все же следует иметь в виду, что они проводятся не с целостным сложным организмом человека, а с изолированными и сравнительно просто устроенными клетками различных тканей человеческого тела.

Статистический анализ населения отдельных стран и областей позволил разделить гены, найденные в различных популяциях, на две основные группы: 1) с универсальным распространением, к числу их относится подавляющее большинство известных генов человека и 2) с локальным распространением и встречающиеся сравнительно часто только в строго определенных местностях. При помощи такой методики была установлена частота встречаемости ряда генов, обусловливающих некоторые резкие аномалии и наследственные болезни, и на этом основании сделаны выводы о сравнительной частоте спонтанных мутаций, приводящих к возникновению этих генов; эта частота варьирует у человека от $1 \cdot 10^{-3}$ до $3 \cdot 10^{-6}$.

Генеалогический анализ вначале был сосредоточен на семьях, в которых часто проявляются хорошо заметные аномальные признаки, что приводило к преимущественному изучению и регистрации монофакториальных доминантных признаков и к представлению о том, что гены, определяющие такие признаки, широко распространены у человека. После накопления значительного экспериментального материала и изучения большого количества семей, у которых расщепление происходит по более редко проявляющимся и менее заметным признакам, выяснилась ошибочность этого заключения.

В действительности у человека резко преобладают гены с неполным доминированием. Проявление или непроявление в гетерозиготных условиях у многих генов в значительной мере зависит от внешних условий.

Вопрос о степени зависимости проявления действия отдельных генов от воздействия внешней среды у человека успешно изучается при помощи сравнительного изучения *однояйцовых* и *разнояйцовых близнецов*. Однояйцовые близнецы появляются изредка в результате того, что клетки, образующиеся после первого деления оплодотворенной яйцеклетки, отделяются друг от друга и дают начало отдельным организмам. Так как генотипы таких двух организмов, возникающих из одной исходной яйцеклетки, совершенно одинаковы, однояйцовые близнецы бывают очень сильно похожи друг на друга. Однояйцовые близнецы всегда бывают одного пола, и чтобы отличить их от разнояйцовых, в генетике используются специальные тесты — набор независимых наследственных признаков, полное совпадение которых у обоих партнеров близнецовой пары рассматривается как доказательство их однояйцового.

При исследованиях близнецов широко изучается проявление различных наследственных факторов у партнеров однояйцовых близнецов, развивающихся в различных условиях. Гены, проявление которых у таких близнецов оказывается различным, считаются зависящими от тех условий внешней среды, которые были разными у этих близнецов.

При таких исследованиях было установлено, что фактически все достаточно подробно изученные гены в своем проявлении зависят в определенные периоды развития организма от воздействия

тех или иных факторов внешней среды. Но чувствительный период и конкретные факторы внешней среды, влияющие на фенотипическое проявление различных генов, сильно отличаются. Для одних генов чувствительным периодом являются определенные периоды внутриутробной жизни, в то время как для других это различные моменты постнатального развития организма, довольно часто относящиеся ко времени полового созревания и даже к еще более поздним fazам индивидуального развития. Фенотипическое проявление одних генов зависит главным образом от условий питания, отсутствия строго определенных пищевых веществ: различных витаминов, аминокислот, гормонов, соединений йода и т. д. Фенотипическое проявление других генов в основном определяется различными нервными потрясениями, переутомлением, употреблением табака или спиртных напитков и т. д.

Точное установление критических периодов и внешних факторов, определяющих фенотипическое проявление генов, которые обуславливают различные наследственные болезни, имеет очень большое значение для клинической медицины. Устранение этих факторов внешней среды может резко уменьшить вероятность возникновения соответствующих наследственных болезней.

Наследование и формирование некоторых аномалий и болезней. Количество генов у человека очень велико. Хромонемы (нити ДНК), свернутые в спирали в 46 хромосомах человека, в вытянутом состоянии имели бы около 1 м длины, а число генов человека близко к 1 млн.

По сводке В. И. Эфроимсона (1964) в настоящее время у человека более или менее точно установлен характер наследования около 400 генов. Таким образом, у человека изучен характер наследования меньше 1/1000 от имеющегося у него общего количества генов. Из этих генов 374 расположены в аутосомах и 38 в половых хромосомах.

Среди изученных генов некоторые определяют такие нейтральные признаки, как форма ушей, окраска глаз или волос, способность различать вкус некоторых химических веществ и т. д. Большинство изученных генов определяют несравненно более важные свойства организма, и мутации их приводят к возникновению различных уродств и наследственных болезней.

Как среди доминантных, так и среди рецессивных генов сильно варьирует пенетрантность (лат. penetrare — проникновение) — сила фенотипического проявления. Наряду с генами, фенотип которых выявляется только при строго определенных и довольно редких сочетаниях внешних условий (слабая пенетрантность), у человека есть гены, фенотипически выявляющиеся почти при любых сочетаниях внешних условий (сильная пенетрантность).

Домinantные гены фенотипически выявляются в гетерозиготном состоянии и потому выявление их и изучение характера наследования не связано с существенными затруднениями.

Рецессивные гены фенотипически выявляются в гомозиготном или гемизиготном состоянии, что сильно затрудняет выявление и

изучение характера их наследования. Фенотипическое выявление рецессивных генов происходит только в тех семьях, где эти гены имеют оба родителя хотя бы в гетерозиготном состоянии, что для редко встречающихся генов при перекрестных (неродственных) браках бывает исключительно редко. Поэтому многие рецессивные гены, имеющиеся в виде редких примесей в человеческих популяциях, до сих пор остаются невыявленными.

Рецессивные гены выявляются и изучаются главным образом в семьях, происходящих от браков между близкими родственниками или в изолятах (небольшие деревни или социальные группы), в которых широко практикуются браки в близких степенях родства. В таких случаях вероятность перехода в гомозиготное состояние и фенотипического выявления редких рецессивных генов резко увеличивается. Но так как большинство рецессивных генов имеет отрицательное биологическое значение и обуславливает ослабление жизнеспособности и появление различных уродств и наследственных болезней, то для здоровья потомства кровные браки имеют резко отрицательное значение.

Примером наследования доминантного аутосомного гена может служить характер наследования *шестипалости* (многопалости). Шестипалье конечности (обычно это результат раздвоения большого пальца) встречаются довольно редко, но стойко сохраняются во многих поколениях в некоторых семьях. Многопалость устойчиво повторяется в потомстве, если хотя бы один из родителей многопалый, но совершенно отсутствует в тех случаях, когда оба родителя имеют нормальные конечности (хотя бы они и были потомками многопалых предков). В потомстве многопалых родителей имеется равное количество шестипальых мужчин и женщин (это равенство обнаруживается только при изучении большого количества семей, так как в отдельных семьях с малым количеством детей всегда есть случайные уклонения от основной закономерности). Существенно, что действие этого гена в процессе индивидуального развития оказывается очень рано и он имеет очень высокую пенетрантность.

Примером наследования рецессивного гена, сцепленного с полом, может служить наследование *гемофилии* — наследственного заболевания, связанного с потерей способности крови свертываться и возникающими вследствие этого неукротимыми кровотечениями. Небольшие ранки и незначительные хирургические вмешательства, например удаление зубов, для больных гемофилией часто оказываются смертельными. Заболевание относительно часто встречается у мужчин и очень редко у женщин. Но зато внешне здоровые женщины бывают иногда «носительницами» и при браке со здоровым мужчиной рождают сыновей, больных гемофилией. Такие женщины гетерозиготны по гену, вызывающему потерю способности к свертыванию крови.

Еще сравнительно недавно считалось, что женщины, больные гемофилией, неизбежно обречены на раннюю смерть (не позже наступления половой зрелости). Однако в последние годы обнаруже-

но несколько женщин, которые не только достигли половой зрелости, но и произвели потомство. Конечно, в этих случаях была слабая форма гемофилии, связанная не с полной потерей кровью способности свертывания, но женщины произвели потомство только

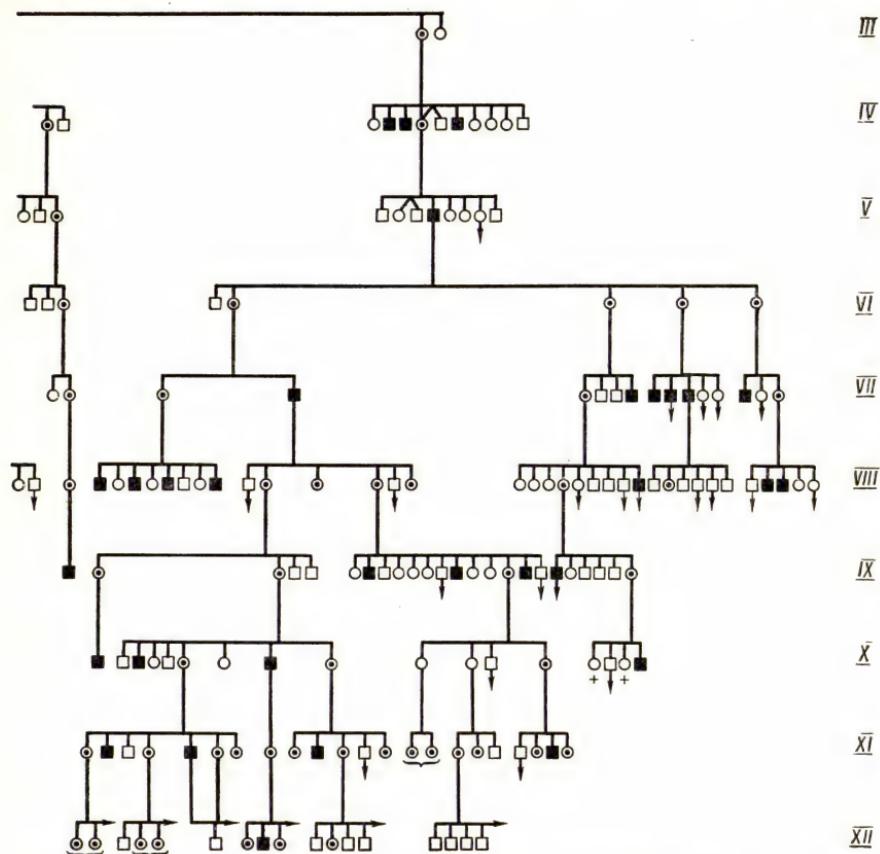


Рис. 95. Сцепленное с полом наследование гемофилии (III—XII — число поколений). Заболевают сыновья здоровых женщин — гетерозиготных передатчиц (дочерей, сестер и внуки гемофиликов) (по Эфроимсону)

благодаря новым специфическим методам лечения гемофилии. Одна из этих женщин родила четырех сыновей, которые все были больны гемофилией. На рисунке 95 приведена родословная (генеалогия) семьи с гемофилией, где показано, что от браков больных гемофилией мужчин со здоровыми женщинами всегда рождаются здоровые сыновья и дочери-носительницы, а от браков здоровых мужчин с женщинами-носительницами половина сыновей бывают больными и половина дочерей — носительницами. Объясняется это тем, что отец передает свою X -хромосому (в которой расположен ген гемофилии) дочерям, а сыновья получают от отца только Y -хро-

мосому, которая никогда не заключает гена гемофилии, в то время как их единственная *X*-хромосома приходит от матери и если эта хромосома заключает рецессивный ген гемофилии, то он оказывается в гемизиготном состоянии и фенотипически выявляется.

Еще сравнительно недавно считалось, что гемофилия совершенно неизлечима, и врачебная помощь больным имела чисто симптоматический характер. В настоящее время установлено, что несвертываемость крови у больных гемофилией зависит от отсутствия у них строго определенных факторов (обозначаемых латинскими цифрами от I до X). Введение сыворотки крови здорового человека, содержащей соответствующий фактор, на некоторый срок возвращает крови способность свертываться, приносит больному облегчение и устраниет опасность смертельного исхода при сильном кровотечении.

Существует несколько форм гемофилии, из которых наследование двух связано с полом. Чтобы лечение при помощи введения сыворотки было успешно, важно знать форму гемофилии больного.

У человека обнаружено сцепление между генами и установлено 14 групп сцепления. Самая большая из них группа сцепления, расположенная в половых хромосомах; в состав ее входит около 40 генов. Эти гены подразделяются на три подгруппы в зависимости от того, в каких частях *X* и *Y*-хромосом они расположены.

В первую подгруппу входят гены, расположенные в парном сегменте половой хромосомы (в том участке, который одинаков у *X* и *Y*-хромосом). Такие гены показывают частичное сцепление с полом и остаются ограниченными своей, скажем *X*-хромосомой, только до тех пор, пока не произойдет кроссинговер между местом их расположения и кинетической перетяжкой. После такого кроссинговера гены переходят из *X* в *Y*-хромосому и получается уже наследование, характерное для генов, частично сцепленных с *Y*-хромосомой. К этой подгруппе относятся многие гены, сцепленные с полом; следовательно, у человека в отличие от дрозофилы *Y*-хромосома генетически активна и заключает довольно много генов. Вторую подгруппу составляют гены, расположенные в участке *X*-хромосомы, соответствующего которому в *Y*-хромосоме нет. Такие гены показывают полное сцепление с полом, передаются по-томуству вместе с заключающей их *X*-хромосомой и не могут переходить из *X* в *Y*-хромосому. Число генов, входящих в эту подгруппу, у человека довольно большое.

Третью подгруппу составляют гены непарного участка *Y*-хромосомы. Такие гены называются голандрическими (порожденными *Y*-хромосомой), ограничены только мужским полом и число их у человека очень невелико (всего 5: рыбья кожа, перепончатые пальцы, повышенное количество волос на ушах и т. д.). Перечень генов различных участков *X* и *Y*-хромосом и предварительная карта расположения генов в первом участке изображены на рисунке 96.

Кроме групп сцепления, расположенных в половых хромосомах, у человека известно еще 13 более или менее точно установленных

групп сцепления, расположенных в различных аутосомах (из 22 теоретически ожидаемых групп сцепления, соответствующих 22 парам аутосом).

Все эти 13 групп сцепления невелики и заключают от 2 до 5 генов в каждой из отдельных групп.

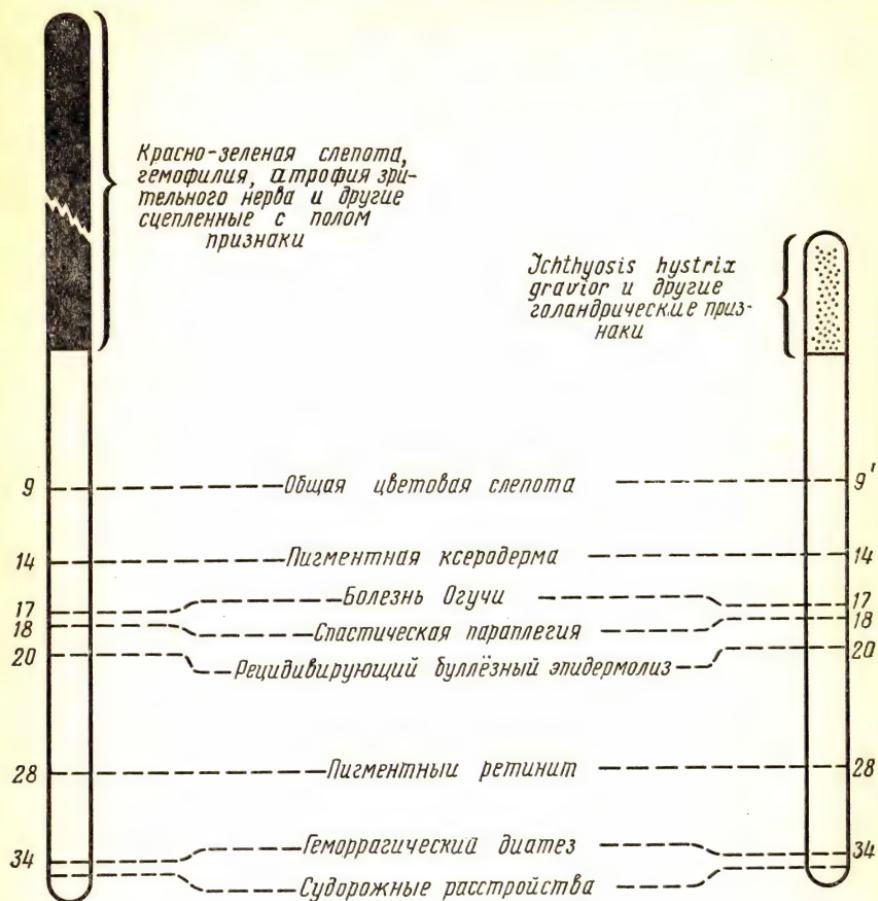


Рис. 96. Наиболее вероятное расположение в гомологичном участке X -хромосомы тех генов, которые считаются неполностью сцепленными с полом (по Нил и Шеллу). Вверху слева — гены, расположенные в непарном с Y -хромосомой участке X -хромосомы. Вверху справа — гены, расположенные в непарном участке Y -хромосомы. Внизу справа и слева — гены, расположенные в парном участке X -хромосомы. Цифры показывают частоту (в процентах) рекомбинаций с определяющим пол участком хромосомы

Значительные успехи получены в биохимическом изучении различных нарушений нормального обмена веществ при некоторых наследственных болезнях человека. Примером таких аномалий может служить характер наследования и некоторые особенности феноти-

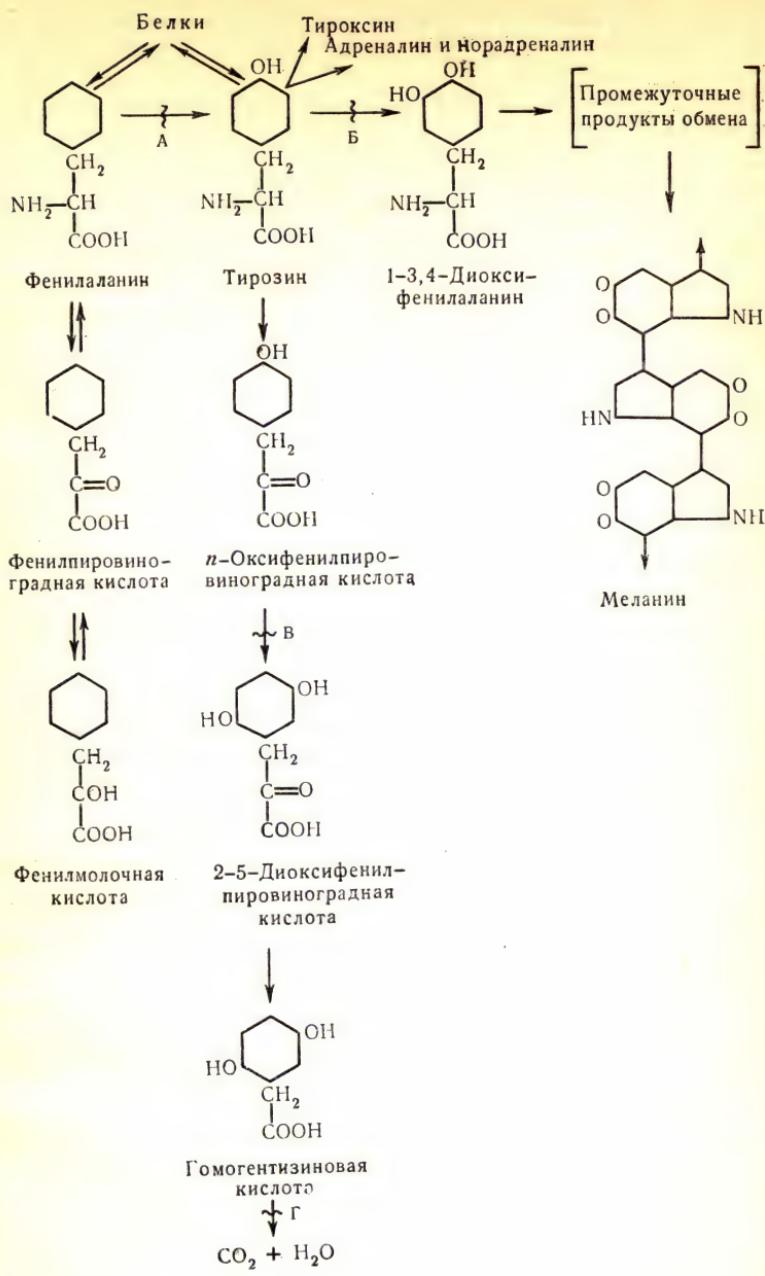


Рис. 97. Схема фенилаланинтирозинового обмена у человека. Волнистыми линиями указаны пункты, в которых эта последовательность нарушена в результате наследственных дефектов. *A* — фенилкетонурия; *B* — альбинизм; *C* — тирокетонурия; *D* — алкаютонурия (по Нил и Шеллу)

нического проявления трех генов, определяющих различные ступени синтеза и последующих превращений аминокислоты тирозина.

Тирозин входит в состав многих белков, и человеческий организм получает тирозин, необходимый для синтеза этих белков, двояким путем: вместе с пищей в готовом виде и в результате синтеза из фенилаланина, обычно поступающего из пищи в сравнительно большом количестве. На рисунке 97 изображена наиболее вероятная схема тех превращений, которым подвергаются фенилаланин и тирозин в процессе обмена веществ у человека. Волнистыми линиями отмечены звенья нормального обмена веществ, нарушение которых определяют упомянутые выше три гена. Эти нарушения приводят к возникновению трех наследственных болезней: фенилкетонурии, альбинизма и алькантонаурии.

При *фенилкетонуре* вследствие отсутствия фермента, контролирующего превращение фенилаланина в тирозин, организм не получает необходимого ему количества тирозина, а излишек фенилаланина разрушается до фенилпирориноградной кислоты и в таком виде выделяется из организма вместе с мочой. С фенилкетонуреей связана умственная отсталость и различные расстройства нервной системы, обусловленные накоплением излишка фенилаланина в тканях. При раннем выявлении фенилкетонурии рациональная диета с ограниченным содержанием фенилаланина может предотвратить повреждение нервной системы и появление наиболее тяжелых симптомов. Фенилкетонурия встречается со средней частотой 4 случая на 100 000 людей, наследуется как аутосомный рецессивный признак и наблюдается чаще всего в потомстве от браков между близкими родственниками.

Общий альбинизм обусловлен полным отсутствием пигмента меланина — основного пигмента человеческого организма, который образуется из тирозина через ряд промежуточных ступеней в особых специализированных клетках — меланоцитах. Для нормального завершения этого превращения необходим фермент тирозиназа, который может быть обнаружен при помощи достаточно надежных химических методов. У полных альбиносов меланоциты имеются, но тирозиназы нет.

Фенотипически общий альбинизм проявляется в отсутствии меланина в луковицах волос, коже и клетках эпителия сетчатки, что приводит к красноглазию (просвечивают кровеносные сосуды).

Общий альбинизм встречается с частотой 5—10 случаев на 100 000 детей, наследуется как аутосомный рецессив и также чаще всего встречается в потомстве от браков между близкими родственниками.

Алькантонаурия обусловлена отсутствием фермента оксидазы гомогентизиновой кислоты, разрушающего ее до углекислоты и воды, что приводит к накоплению в тканях и жидкостях организма, а также в моче больших количеств гомогентизиновой кислоты. Окисление гомогентизиновой кислоты на воздухе приводит к образова-

нию черного пигмента и почернению мочи. Эта особенность мочи дает возможность распознать алькаптонурию в раннем детстве по черным пятнам на пеленках. У взрослых больных наблюдается потемнение хрящей в результате прижизненного окисления в теле гомогентизиновой кислоты и в возрасте около 40 лет довольно часто развивается полная неподвижность суставов (артрит).

У мышей, при отсутствии в корме витамина С, появляется состояние, во многом сходное с алькаптонурией. Попытки лечить алькаптонурию человека при помощи препаратов витамина С оказались совершенно безуспешными. Другие попытки найти специфические средства для ее лечения также пока не увенчались успехом.

Алькаптонурия наследуется как аутосомный рецессив и встречается чаще всего в семьях, происходящих от браков между близкими родственниками.

Кроме трех генов, рассмотренных выше, у человека известно большое количество генов, вызывающих различные формы нарушения нормального обмена веществ и разнообразные наследственные болезни: болезни углеводного обмена, аминокислотного обмена, липидозы, болезни стероидного обмена, пуринового и пиримидинового обмена, обмена металлов, порфиринового обмена, болезни крови и кроветворных органов, болезни, вызываемые дефектами функции почечных канальцев, а также связанные с дефектами ферментов и белков плазмы.

Наследование групп крови. В настоящее время известно 9 основных систем групп крови, которые во многих отношениях идеальные признаки для изучения наследственности у человека. Во-первых, это нормальные физиологические признаки, характерные для всей человеческой популяции в целом, проявление которых мало зависит от влияния внешних условий. Во-вторых, способ их наследования очень прост: наследование каждой системы группы крови зависит от одной пары (или множественной аллеломорфы) генов, расположенных в определенной точке одной из хромосом. В-третьих, путь между геном и антигеном очень короток и у гетерозигот каждый из аллеломорфных генов независимо контролирует образование соответствующего ему антигена. И, наконец, характер наследования групп крови позволяет лучше понять такое важное и сложное явление, как иммуногенетика.

ABO — система групп крови. Успешное переливание крови у людей стало возможным только после открытия и изучения ABO-системы групп крови, произведенного Ландштейнером и Янским. В пределах этой системы 4 фенотипа: A, B, AB и O, каждый из которых отличается своеобразным строением антигенов эритроцитов и антител сыворотки крови.

Люди с фенотипом A имеют эритроциты, заключающие антиген **A** и сыворотку крови с агглютинином **β**. Фенотип **B** обусловливает наличие в эритроцитах антигена **B**, а в сыворотке крови агглютинина **α**. Фенотип **AB** определяет присутствие в эритроцитах антигенов **A** и **B** и отсутствие в сыворотке агглютининов **α** и **β**. И, наконец,

фенотип **O** связан с тем, что в сыворотке крови есть агглютинины α и β и нет в эритроцитах антигенов **A** и **B**.

Агглютинин α вызывает склеивание (агглютинацию) эритроцитов с антигеном **A**, а агглютинин β вызывает агглютинацию эритроцитов с антигеном **B**. Это имеет большое значение при переливаниях крови.

При переливании крови от человека с группой крови **A** человеку с группой **B** агглютинины α , имеющиеся в большом количестве в крови реципиента, вызывают склеивание эритроцитов в перелитой крови донора с антигеном **A**, что приводит к тяжелым осложнениям, нередко заканчивающимся смертельным исходом. Напротив, при переливании крови донора с группой **O** реципиенту с группой крови **AB** никаких осложнений не возникает, так как агглютинины α и β , принесенные кровью донора, быстро разводятся в плазме крови реципиента и частично поглощаются тканями реципиента, так что концентрация понижается ниже критического уровня раньше, чем они могут вызвать сколько-нибудь значительную агглютинацию эритроцитов с антигенами **A** и **B**.

В связи с этим переливания крови допустимы между людьми только со строго определенными группами крови: людям с группой **O** можно переливать кровь только той же группы, людям с группой крови **A** и **B** — кровь той же группы или кровь группы **O**, и, наконец, людям с группой **AB** — кровь любой группы. Людей с группой крови **AB** часто называют универсальными реципиентами, а людей с группой **O** — универсальными донорами.

При изучении характера наследования различных групп крови *ABO*-системы установлено, что эти группы определяются различными сочетаниями трех аллелей одной аллелеморфной группы генов, которая обозначается как I^A , I^B и I^O .

Аллель I^A определяет образование антигена **A** в эритроцитах и агглютинина β в плазме крови, аллель I^B — образование антигена **B** в эритроцитах и агглютинина α в плазме и, наконец, аллель I^O обуславливает отсутствие антигенов **AB** в эритроцитах и наличие агглютининов α и β в плазме.

Взаимодействие аллелей I^A и I^B очень своеобразно: они не проявляют ни доминирования, ни рецессивности, но при одновременном присутствии вызывают образование у эритроцитов обоих антигенов, вследствие чего у людей с генотипом $I^A I^B$ кровь заключает эритроциты с антигенами **AB**. Однако отношение их к аллели I^O совсем другое: как I^A , так и I^B доминируют над I^O и полностью уничтожают фенотипическое проявление этой аллели.

Генетические исследования показали, что в этой системе существует следующее соотношение между генотипом и его фенотипическим проявлением: генотипы $I^A I^A$ и $I^A I^O$ дают одинаковый фенотип **A** с антигеном **A** и агглютинином β , генотипы $I^B I^B$ и $I^B I^O$ дают генотипы **B** с антигеном **B** и агглютинином α , генотип $I^A I^B$ определяет фенотип **AB** с антигенами **A** и **B**, но без агглютининов α и β и, наконец, генотип $I^O I^O$ дает фенотип **O** без антигенов **A** и **B**, но с агглютининами α и β .

Таблица 5

Потомство, ожидаемое от браков,
в соответствии с группами крови
родителей

Типы сочетаний ¹	Группа крови родителей	Группы крови у детей
1	00×00	00
2	00×AO 00×AA	AO, 00 AO
3	00×BO 00×BB	BO, 00 BO
4	AO×AO AA×AO AA×AA	AA, AO, 00 AA, AO AA
5	AO×BO AA×BO AO×BB	AB, AO, BO, 00 AB, AO AB, BO
6	AA×BB BO×BO BO×BB BB×BB	AB BB, BO, 00 BB, BO BB
7	00×AB	AO, BO
8	AO×AB AA×AB	AA, AB, AO, BO AA, AB
9	BO×AB BB×AB	AB, BB, AO, BO AB, BB
10	AB×AB	AA, AB, BB

¹ В пределах каждого из этих десяти типов сочетаний генотип группы крови можно различить только на основании изучения потомства.

Люди, имеющие генотип $I^A I^A$, фенотипически совершенно не отличаются от людей с генотипом $I^A I^O$, но резко отличаются от них по характеру производимого ими потомства. В потомстве от браков, в которых один из родителей имеет генотип $I^A I^O$, а другой $I^O I^O$, одна половина детей имеет фенотип A (при генотипе $I^A I^O$), а другая — фенотип O , в то время как если один из родителей имеет генотип $I^A I^A$, а другой $I^O I^O$, то все дети имеют фенотип A (при генотипе $I^A I^O$). Такая же разница наблюдается и у людей с генотипами $I^B I^B$ и $I^B I^O$.

Потомство, ожидаемое от браков родителей с различными генотипами по аллелям ABO -системы групп крови, показано в таблице 5.

Из таблицы видно, что некоторые фенотипы могут быть у детей только в тех случаях, когда их родители имеют строго определенные генотипы, и совершенно невозможны в тех случаях, когда родители имеют не соответствующие генотипы. Так, фенотип A возможен у детей только в тех случаях, когда по крайней мере один из родителей имеет фенотип A . Аналогично положение и для фенотипа B . Фенотип AB возможен только в том случае, если по крайней мере один из родителей имеет фенотип AB или если один из родителей имеет фенотип A , а другой — B .

Так как фенотипическое выражение ABO -системы групп крови относится к одним из наиболее устойчивых признаков и в течение жизни никогда не меняется, то вполне естественно, что это свойство человеческого организма широко используется в судебной медицине для определения возможности принадлежности пятен крови, остающихся на месте преступления, тому или иному подозреваемому человеку, а также для решения вопроса, может ли быть отцом определенного ребенка тот или иной мужчина (в случае спорного отцовства).

Вторая очень важная система групп крови — Rh (резус)-система. В отличие от ABO -системы антитела к антигенам, имеющимся в эритроцитах Rh -положительных людей (Rh^+), в крови Rh -отрица-

тельных людей (Rh^-) первоначально отсутствуют и возникают только после повторных переливаний Rh -положительной (Rh^+) крови.

В случаях повторных переливаний Rh^+ крови людям Rh^- возникают тяжелые осложнения, связанные с агглютинацией и гемолизом эритроцитов перелитой крови. В связи с этим в настоящее время при повторных переливаниях крови обязательны определение и учет соответствия переливаемой крови не только по ABO -системе, но и по Rh -системе. Кроме того, установлено, что несоответствие родителей по группам крови Rh -системы также ответственно за многие случаи гемолитической болезни новорожденных. Это заболевание встречается с частотой примерно 1 случай на 500 новорожденных. В семьях, пораженных этим заболеванием, если муж гомозиготен по гену, контролирующему Rh^+ группу крови, первый ребенок обычно бывает здоровым, а последующие дети больны тяжелой желтухой и умирают вскоре после рождения или бывают мертворожденными, причем с каждыми последующими родами заболевание у детей проявляется во все более и более тяжелой форме.

Правильное понимание причин гемолитической болезни стало возможно только после проведения генетических исследований, которые показали, что ген, определяющий образование антигена, полностью доминирует над своим рецессивным аллеломорфом, обуславливающим отсутствие антигена Rh^+ (дальнейшие исследования показали, что есть три пары генов C, D, E , тесно сцепленных между собой и контролирующих образование антигена Rh^+ , и что резус-отрицательные люди являются тройными рецессивами и имеют генотип cde). Простейшее сочетание, когда родители отличаются друг от друга только по гену c . В случае брака женщины, обладающей генотипом cc (с фенотипом Rh^-), с мужчиной, имеющим генотип CC (Rh^+), все дети имеют генотип Cc и кровь их резус-положительна. В случае же брака такой женщины с мужчиной, имеющим генотип Cc (Rh^+), одна половина детей должна иметь генотип Cc (Rh^+), а вторая — генотип cc (Rh^-).

В первом случае происходит следующее. В конце беременности, когда в плаценте возникают повреждения и проницаемость ее увеличивается, эритроциты плода (резус-положительные) проникают в кровь матери cc (резус-отрицательную) и вызывают в ней образование антител антирезус. Так как все это происходит в самом конце беременности, то сколько-нибудь существенных повреждений эритроцитов у плода не происходит и ребенок рождается нормальным. Но при следующей беременности эти антитела проникают в кровь плода и вызывают разрушение эритроцитов, имеющих антиген Rh^+ . Вследствие этого второй ребенок имеет сравнительно легкую форму гемолитической анемии и бывает очень слабым и болезненным. Третий ребенок (вследствие дальнейшего увеличения количества антител антирезус в крови матери) болен тяжелой формой желтухи и умирает вскоре после рождения. При последующих беременностях количество антител еще больше уве-

личивается, что приводит к мертворождениям и выкидышам.

В тех случаях, когда мужчина гетерозиготен и имеет генотип Cc , плоды с генотипом Cc (Rh^+) чередуются с плодами cc (Rh^-) и нарастание интенсивности гемолитической болезни при последующих беременностях происходит вдвое медленнее.

Как сказано выше, в семьях, где жена имеет генотип cc (Rh^-), а муж гомозиготен по гену C , первый ребенок все же нормален и вполне жизнеспособен. Но если резус-отрицательной женщине до вступления в брак было сделано переливание Rh^+ крови, то уже первый ребенок оказывается нежизнеспособным.

Среди населения Европы 15% людей резус-отрицательны (Rh^-) и 85% резус-положительны (Rh^+). Следовательно, девушка с резус-отрицательной группой крови имеет примерно шесть шансов из семи, что ее будущий супруг будет резус-положителен (Rh^+). Если ей сделано переливание Rh^+ крови, то ее семья окажется совершенно бездетной, в случае группы Rh^+ у ее мужа. Таким образом, даже однократное переливание Rh^+ крови девочкам и девушкам, имеющим резус-отрицательную кровь, совершенно недопустимо.

Генетика иммунитета. Человеку свойственна способность к выработке специфических антител против всех проникающих в организм чужеродных веществ (антител); они связываются с этими веществами и инактивируют их. Если в организм впервые проникают чужеродные вещества и антитела отсутствуют, то через некоторое время (обычно около недели) такие антитела появляются в крови и затем стойко сохраняются в течение длительного срока. Способность организма к выработке антител имеет очень большое значение, так как с ней связаны важные защитные процессы, помогающие организму в борьбе против инфекционных заболеваний, вызываемых микробами. Выработка иммунитета предотвращает опасность вторичного заболевания. Вместе с тем это свойство имеет и отрицательное значение, так как оно вызывает рассасывание всех чужеродных тканей, вводимых при пересадках тканей и органов, и значительно уменьшает возможности пластической хирургии.

Не вызывает сомнений, что способность к выработке антител сформировалась у высших животных как приспособление в борьбе против патогенных микробов. Но антитела вырабатываются также и против таких веществ, с которыми предкам данного животного заведомо не приходилось иметь дело, например синтезируемых химическим путем.

О природе и механизме образования антител высказано много различных гипотез, из них две наиболее важных.

Согласно гипотезе Эрлиха (Ehrlich, 1885, 1904), клетки заключают очень большое количество рецепторов, соединяющихся с различными пищевыми веществами. Чужеродные антигены, являясь веществами, непригодными для клетки в качестве пищи, тем не менее прочно соединяются с теми рецепторами, строению которых они соответствуют (наподобие соответствия ключа замку) и блокируют

их. Это приводит к возникновению большого количества новых рецепторов, замещающих блокированные и имеющих такое же строение, причем излишние новые рецепторы выделяются из клеток в кровь и циркулируют там в качестве антител.

Основное затруднение для гипотезы Эрлиха — очень большое количество чужеродных веществ (белков), к которым вырабатываются антитела, и способность организмов вырабатывать антитела к таким веществам, с которыми ни данный организм, ни его предки заведомо никогда раньше не находились в контакте. В клетке должно быть астрономически большое число различных рецепторов, что малоправдоподобно. Чтобы устранить эту трудность, другие исследователи высказали предположение, что готовых антител в клетках нет. Они формируются здесь заново по моделям антигенов.

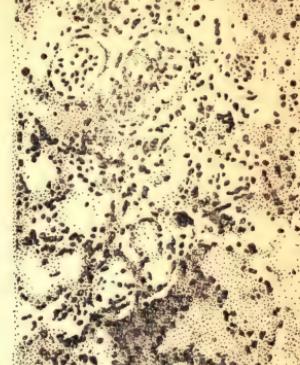
Эта гипотеза получила сильную поддержку и в течение многих лет пользовалась широким признанием. Такое объяснение процесса образования антител, по сути дела, ничего не объясняет и находится в явном противоречии с доказанным положением о том, что в процессе биосинтеза в клетках новые молекулы белков всегда формируются по моделям соответствующих нуклеиновых кислот. А как антитела, так и антигены имеют белковую природу. Кроме того, гипотеза не объясняет причины многодневного интервала между моментом проникновения антигенов в организм и временем массового образования антител.

Все эти затруднения устраняет новая генетическая теория иммунитета, разработанная австралийским ученым Бернетом (Burnet, 1961). Кратко эта теория может быть изложена следующим образом. Чужеродные антигены (микробные клетки и различные белки), проникая в организм, связывают (в кровяном русле и в клетках ретикуло-лимфоидных тканей) все белки, комплементарные к ним. Но в большинстве случаев таких белков в готовом виде оказывается очень немного, а их комплементарность к этим антигенам — несовершенной. Вследствие этого данная первичная реакция оказывается очень слабой и ликвидацию микроорганизмов (и чужеродных белков) осуществляют другие защитные силы организма.

Связывание комплементарных белков оказывает сильное стимулирующее действие на увеличение образования таких белков в производящих их клетках ретикуло-лимфоидных тканей и на усиленное размножение таких клеток. В процессе размножения этих клеток, когда число их оказывается достаточно большим, среди них начинают возникать различные мутанты, производящие несколько видоизмененные комплементарные белки. Фенотипическое выявление таких мутантов значительно облегчает то обстоятельство, что гены, определяющие образование такого рода белков, обычно действуют подобно генам, контролирующими различные группы *ABO*-системы групп крови, т. е. у гетерозигот аллеломорфные гены вызывают образование соответствующих им белков независимо друг от друга. При дальнейшем размножении клеток

ретикуло-лимфоидной системы быстрее размножаются те мутанты, которые производят белки, комплементарность которых к антигену, вызывавшему усиленное размножение клеток, наиболее полная.

В результате к тому моменту, когда процесс размножения клеток ретикуло-лимфоидных тканей и отбора определенных мутантов в ходе этого размножения пройдет достаточно далеко (а на это требуется около недели), в кровяном русле накапливается много белков, высококомплементарных к вызвавшему их образование антигену. Если к тому времени неспецифические защитные силы организма еще не успевают справиться с чужеродным антигеном, то такие комплементарные белки (антитела) выступают в качестве мощного резерва и обычно обеспечивают успешное устранение носителей этого чужеродного антигена. Это приводит в случае инфекций к уничтожению патогенных микробов и выздоравливанию, а в случае пересадки чужеродной ткани к рассасыванию пересаженной ткани и неудаче пластической операции.



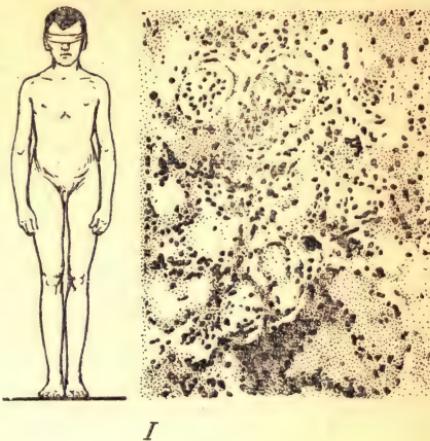
I

XX XX XX 15 XX XX 15
1 2 3 4 5 6 XX

Такое же накопление специфических антител происходит и в том случае, когда чужеродный антиген устраняется неспецифическими защитными силами организма. Это приводит к естественному иммунитету после перенесенного заболевания и к искусственно вызываемому иммунитету при прививках и к тяжелым осложнениям при повторном переливании Rh^+ крови людям Rh^- .

Раз появившись, специфические антитела затем сохраняются долгое время, по-видимому измененные клетки, произво-

Хромосомные болезни. Широкое цитологическое изучение большого числа людей, ставшее возможным благодаря использованию временных культур тканей (лейкоцитов и клеток костного мозга), привело к открытию у человека значительного количества хромо-



1



Рис. 98. Юноша 15 лет с синдромом Клайнфельтера и типичной гистопатологией семенников (*I*); *II* — набор хромосом у больных с синдромом Клайнфельтера из 47 хромосом вместо 46 (по Эфроимсону)

сомных аберраций (в основном типа трисомии и моносомии), обусловливающих различные аномалии и наследственные болезни.

Первыми были найдены и наиболее подробно изучены хромосомные аберрации, вызываемые *неправильным расхождением половых хромосом*. У человека мужская половая хромосома (*Y*-хромосома),

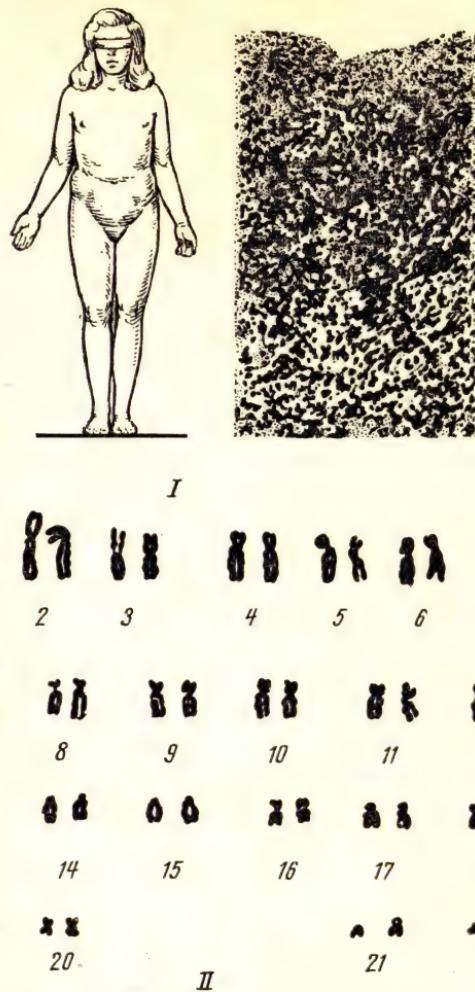


Рис. 99. Девушка 16 лет с синдромом Тернера — Шешревского и типичной гистопатологией гонад (I); II — ее кариограмма (по Эфроимсону)

в отличие от дрозофилы, генетически активна и заключает значительное количество генов, а пол определяется соотношением не половых хромосом и аутосом, а *X*- и *Y*-хромосом. Для проявления и нормального функционирования мужского пола у человека необходима *Y*-хромосома. Отклонения от нормального количества половых

хромосом, возникающие в результате неправильного расхождения половых хромосом (чаще всего в мейозисе и много реже в митозе) приводят к появлению различных половых аномалий и уродств. Так, у мужчин довольно давно известен так называемый синдром Клайнфельтера, который выражается в общей вялости, умственной отсталости, уменьшении семенников и ослаблении сперматогенеза. Цитологическое изучение таких людей показало, что они имеют 47 хромосом (вместо 46), в том числе две X -хромосомы и одну Y -хромосому (рис. 98, I, II).

У больных с очень резко выраженным синдромом Клайнфельтера (так называемый сверхклайнфельтер) при цитологическом изучении было обнаружено 48 и даже 49 хромосом и в том числе соответственно 3 X -хромосомы и 4 X -хромосомы ($XXXY$ и $XXXXY$). Обычный Клайнфельтер с 47 хромосомами встречается у мужчин с частотой 0,1 %, а сверхклайнфельтер с 48 или 49 хромосомами — еще реже.

Среди женщин также найдены трисомики, имеющие 47 хромосом и в том числе 3 X -хромосомы. У таких женщин обычно ослабленное развитие вторичных половых признаков, недоразвитые яичники, может быть слабоумие. Среди женщин известны моносомики по X -хромосоме, имеющие 45 хромосом и в том числе одну X -хромосому. У таких женщин проявляются симптомы, характерные для болезни Шерешевского — Тернера: низкий рост, замедленное половое развитие, недоразвитые яичники, ослабление развития вторичных половых признаков, наличие своеобразной складки кожи на шее и т. д. (рис. 99, I, II).

Установлена также и трисомия по аутосомам. В этих случаях, как правило, дополнительные хромосомы относятся к числу наиболее коротких, так как трисомия по длинным хромосомам, по-видимому, слишком сильно нарушает нормальный обмен веществ и приводит к гибели трисомиков на ранних стадиях развития эмбрионов.

Трисомия по одной из самых маленьких аутосом (двадцать первая пара хромосом) приводит к возникновению очень тяжелого наследственного заболевания — врожденного слабоумия, известного под названием синдрома Дауна. Он встречается в среднем у одного из 800 новорожденных.

При трисомии по аутосомам, составляющим 16—18-ю группу (различить хромосомы в пределах этой группы трудно), у новорожденных наблюдается аномальная гибкость суставов фаланг, низкое расположение ушей, маленькая нижняя челюсть, выступающий затылок и резкая психическая отсталость.

При трисомии по аутосомам, составляющим 13—15-ю группу, наблюдаются судороги, глухота, аномальное строение глазного яблока, волчья пасть, заячья губа, многопалость и резкая психическая отсталость.

Дети, трисомические по хромосомам из 13—15-й или 16—18-й групп, нежизнеспособны и умирают в течение первых месяцев после рождения.

Согласно ряду подсчетов, в среднем количество возникающих анеуплоидов у человека составляет около 6—8% от общего количества зачатий, но трисомики по большим хромосомам гибнут на ранних стадиях развития и приводят к выкидышам.

При изучении влияния возраста матери на частоту появления различных хромосомных аберраций установлено, что число хромосомных аберраций резко увеличивается с возрастом матери. Так,

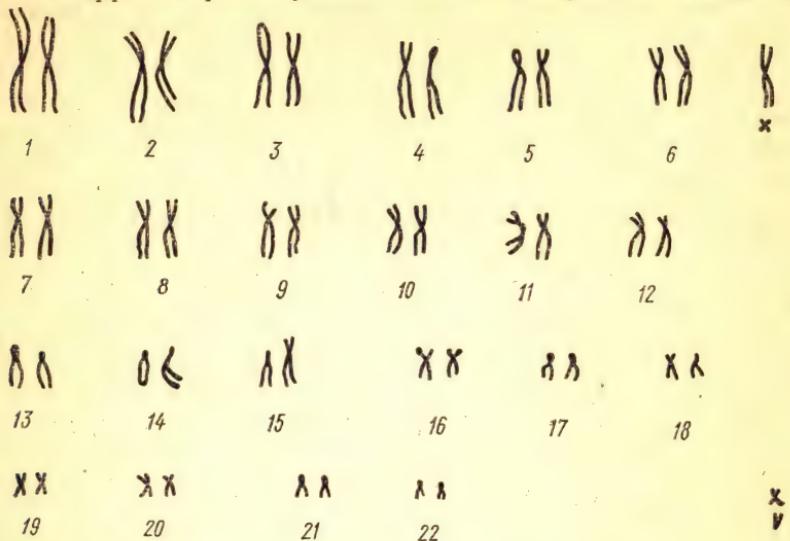


Рис. 100. Хромосомный комплекс при транслокационном синдроме Дауна (по Эфронимсону)

если при возрасте матери от 20 до 24 лет частота болезни Дауна (трисомия по 21 хромосоме) составляет 0,04%, то при возрасте от 40 до 44 лет — уже 1,24%, т. е. в 30 раз выше. Примерно такие же соотношения установлены и для ряда других хромосомных аберраций. Объясняется это тем, что у пожилых людей редукционное деление протекает менее правильно и нерасхождение хромосом в мейозе встречается значительно чаще, чем у молодых.

Помимо простых трисомиков и моносомиков, у человека обнаружены и более сложные формы хромосомных аберраций, связанные с переносом участков хромосом с одной на другую (транслокация) и образованием составных хромосом.

Известны случаи переноса большого участка хромосомы 21 на хромосому 15, что привело к образованию значительно увеличенной хромосомы, образованной по сути дела двумя хромосомами — 15 и 21. Если такая составная хромосома передается вместе с нормальной хромосомой 21, то ребенок, имеющий две хромосомы 21 и получающий еще одну хромосому 21, связанную с хромосомой 15 и образующую составную хромосому, является трисомиком по хромосоме 21 и проявляет синдром Дауна. Набор хромосом такого

ребенка с синдромом Дауна, но имеющего 46 хромосом, показан на рисунке 100.

Обнаружены также составные хромосомы, состоящие из участков двух разных хромосом, иных, чем хромосомы 15 и 21, и двойные трисомики, заключающие в тройном количестве хромосомы не одной, а двух разных пар хромосом. И, наконец, известны случаи, когда в результате неправильного расхождения хромосом в одном из первых делений оплодотворенной яйцеклетки одна часть тела имеет один набор хромосом, а другая часть тела другой. Примером таких мозаиков может служить женщина, у которой одни клетки имели 47 хромосом и в том числе 3 X-хромосомы, а другие — 45 хромосом, в том числе только одну X-хромосому.

Все это очень осложняет диагностику хромосомных болезней, но вместе с тем существенно содействует более полному познанию основных наследственных особенностей человека.

Наследственные болезни, обусловленные *изменением нормального числа или структуры хромосом*, имеют наиболее автономный характер в сравнении с другими наследственными болезнями и в малой мере зависят от влияния внешних условий. Однако при раннем выявлении таких заболеваний, которому во многом помогают результаты цитологического изучения больных, вполне возможно успешное лечение и этой группы наследственных болезней. Так, известен случай, когда после лечения метилтестостероном 16-летний юноша с синдромом Клейнфельтера выздоровел и успешно работал квалифицированным техником. Отмечается благоприятное действие ниацинамина при лечении болезни Дауна. Известны эффективные средства лечебного воздействия и при некоторых других хромосомных болезнях. Однако разработка специфических и высокоеффективных способов лечения для большинства хромосомных болезней все еще остается делом будущего.

Значительно повышается частота возникновения мутаций и хромосомных aberrаций под влиянием различных химических и физических мутагенов. Многие мутагены могут повышать спонтанную частоту мутаций, что соответственно увеличивает частоту рождения уродов и детей с разными тяжелыми наследственными болезнями.

Между тем многие лекарственные вещества и различные физические факторы, используемые для диагностики и лечения, являются сильными мутагенами. Опасность мутагенных факторов состоит в том, что для них нет пороговых границ и самые слабые дозы, постепенно накапливаясь, могут привести к очень значительному увеличению частоты мутаций. Поэтому генетики настойчиво рекомендуют врачам тщательно проверять мутагенное действие лекарственных веществ и не применять в качестве лекарств сильные мутагены, а физические факторы, тоже имеющие сильное мутагенное действие (X -лучи, радиоактивные изотопы и т. д.), использовать только в случаях крайней необходимости.

Медико-генетические консультации работают уже в ряде стран, но особенно много их в Японии. Медицинские консультации дают советы вступающим в брак, рекомендации супругам, намечают

средства и способы для предотвращения фенотипического проявления наследственных болезней у людей, имеющих наследственные предрасположения к ним, и помогают организовывать рациональное лечение больных наследственными болезнями. Консультации борются против браков между близкими родственниками и между носителями наследственных заболеваний и для уменьшения риска появления хромосомных болезней ведут пропаганду, направленную на «омоложение» матерей.

В медико-генетические консультации супруги чаще всего обращаются уже после появления у них детей с теми или иными уродствами или тяжелыми наследственными болезнями и стремятся выяснить в первую очередь опасность таких наследственных аномалий у их последующих детей и в потомстве их здоровых детей. Возможность ответа на эти вопросы в значительной мере зависит от степени изученности причин и характера наследования соответствующих наследственных болезней и определения гетерозиготного носительства. Для довольно многих наследственных болезней методы надежного выявления гетерозиготного носительства уже существуют, и это позволяет работникам медико-генетических консультаций в некоторых случаях выяснить серьезную опасность появлений детей с тяжелыми наследственными болезнями и дать совет, как избежать этого.

В ряде случаев медико-генетические консультации выявляют у новорожденных или у грудных детей наследственное предрасположение к наследственным болезням, возникновение которых в очень сильной степени зависит от определенных внешних условий. Путем назначения и проведения соответствующих профилактических мероприятий можно предотвратить возникновение этих тяжелых наследственных болезней.

В Советском Союзе преподавание медицинской генетики введено в качестве обязательного предмета во всех медицинских институтах. Квалифицированные советы по вопросам наследственности и наследственным болезням можно получить в консультациях и поликлиниках. Кроме того, медико-генетические консультации проводятся в медицинских научных учреждениях и намечается открытие специальных медико-генетических консультационных пунктов. Конечно, врачи должны руководствоваться прежде всего интересами пациентов и помнить, что хотя в СССР все советы такого рода не имеют обязательного характера, авторитет врача в глазах пациента очень велик. Поэтому рекомендации воздержаться от дальнейшего деторождения следует давать только в тех случаях, когда для этого есть очень серьезные основания.

В странах капиталистического мира накопленные генетикой материалы некоторые ученые пытаются использовать в интересах не всего общества, а только господствующих классов. Примером такого неправильного и вредного использования этих материалов может служить евгеника («наука о хорошем рождении»), которая лживо заявляет, что она использует достижения генетики человека будто бы для «улучшения человеческого рода».

Однако в действительности под видом «борьбы за улучшение наследственных свойств грядущих поколений» евгенисты рекомендуют усиленное размножение «лучшей части общества», т. е. людей состоятельных и политически благонадежных, и принудительную стерилизацию всех «наследственно неполнценных» членов общества. А такими наследственно неполнценными членами общества в капиталистических странах нередко объявляют всех людей, имеющих прогрессивные политические убеждения. Так, в фашистской Германии одно время широко проводилась кастрация всех «политически неблагонадежных», а для размножения людей с «полнценной наследственностью» были даже организованы «пункты для усиленного размножения арийской расы», призванные размножать в потомстве «ценное свойство» отборных штурмовиков и активистов национал-социалистской партии. Конечно, все эти мероприятия реакционеров ничего общего с настоящей наукой не имеют и ни в какой мере не опираются на подлинные законы наследственности.

Такой же псевдонаучный характер имеет и учение о неравенстве человеческих рас. «Идеологи», создавшие различные расовые теории, стремились удовлетворить реакционный социальный заказ на «научное обоснование» права одних народов уничтожать и угнетать другие и «права» империалистов угнетать и эксплуатировать «низшие расы» колониальных и зависимых стран.

Некоторые из этих идеологов пытались опереться на данные, полученные генетикой человека. Для «обоснования» антинаучного учения о неравенстве человеческих рас они охотно шли на любые передержки и прямые подлоги, но никаких серьезных аргументов из области генетики человека привести не могли. И это вполне понятно, так как весь фактический материал, накопленный генетикой человека, убедительно говорит о равенстве всех рас современного человечества.

Совершенно одинаковый характер наследования самых различных признаков у всех генетически изученных рас, полная плодовитость и вполне нормальное строение потомства от браков между представителями различных рас, часто внешне очень непохожих друг на друга, нормальное расщепление всех изученных признаков в ряде последовательных поколений таких межрасовых гибридов — все это несомненно с учением о существовании низших и высших рас. Данные, накопленные генетикой человека, убедительно говорят о биологической равнценности всех рас современного человека.

ГЛАВА 14

МИКРОБЫ КАК ОБЪЕКТЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В течение длительного срока основные генетические исследования проводились на высших растениях и животных и именно на этих объектах были открыты и изучены закономерности наследст-

венности, рассмотренные выше. Но когда генетика подошла к изучению более глубоких вопросов наследственности и изменчивости: тонкого строения генов, физико-химических особенностей обмена веществ, наследственной обусловленности закономерностей индивидуального развития и т. д., то для решения этих вопросов оказались необходимы другие объекты.

В качестве таких объектов в настоящее время используются микробы — сборная группа, в которую входят *грибы*, *бактерии* и *вирусы*.

Основное достоинство микробов как объектов генетических исследований заключается в простоте и дешевизне проведения лабораторных исследований с ними, возможности включения в исследования очень больших популяций, состоящих из сотен миллионов и даже миллиардов отдельных особей, и сотен и тысяч последовательных поколений, а также возможность очень тонкого и точного учета влияния изменения внешних условий. Вместе с тем микробы, как объекты генетических исследований, имеют и ряд недостатков: малые размеры, очень затрудняющие подробное изучение отдельных особей, отсутствие или редкая встречаемость полового размножения, отсутствие настоящих ядер, типичного митоза и трудность изучения деталей строения отдельных особей.

Эти достоинства и недостатки у различных микробов выражены в разной степени. Поэтому для правильной оценки степени пригодности отдельных форм микробов для изучения явлений наследственности и изменчивости, развертывающихся на молекулярном уровне и изучаемых молекулярной генетикой, важно рассмотреть основные особенности строения и размножения грибов, бактерий и вирусов.

Грибы как эукариоты. Грибы являются эукариотами. Их вегетативное тело — мицелий, или грибница, состоит из тонких ветвящихся нитей (гифов), нарастающих своими концами. Главная масса мицелия обычно бывает погружена в субстрат, из которого осмотическим путем поглощает питательные вещества. Гифы мицелия низших грибов не имеют перегородок и представляют собой большие, сильно разветвленные клетки с многими ядрами. У высших грибов гифы разделены поперечными перегородками на отдельные клетки.

Клетки грибов сравнительно велики, имеют хорошо выраженную оболочку и одно или несколько ядер, которые делятся кариокинетическим путем. Размеры ядер относительно малы — 2—3 мкм в диаметре, и вследствие этого изучение деталей митоза и подсчет чисел хромосом при соматическом делении ядер затруднительно. При редукционном делении размеры ядер значительно больше и определение числа хромосом не представляет существенных затруднений. Грибы размножаются как бесполым, так и половым путем, но у многих из них способность к половому размножению утрачена.

У низших грибов после слияния половых клеток сразу же следует редукционное деление. У высших грибов после оплодотворе-

ния возникают двухъядерные клетки, которые многократно делятся и образуют двухъядерную (дикариотическую) фазу развития.

Возникновение этой фазы служит приспособлением к существованию в наземных условиях, где соединение и слияние половых клеток затруднительно и происходит сравнительно редко. Дело в том, что благодаря фазе дикариона в результате каждого соединения половых клеток после редукционного деления (и последующего соматического митоза) образуется не одна четверка (или восьмерка) спор, а очень много таких четверок.

Для некоторых грибов известны условия, стимулирующие переход к половому размножению, и числа хромосом, изучен характер наследования ряда морфологических признаков и биохимических свойств. Грибы имеют много общего с высшими растениями и благодаря этому к ним применимы многие приемы генетических исследований, разработанные на высших растениях. Но более крупные клетки грибов, относительно меньшее количество клеток в популяциях и более медленный темп деления клеток сравнительно с бактериями и вирусами значительно уменьшают основные преимущества грибов в качестве объектов генетических исследований и в ряде случаев, при изучении некоторых особенно трудных вопросов, заставляют отдавать предпочтение бактериям и вирусам. Все же многие важные вопросы молекулярной генетики были решены в результате исследований, проведенных с грибами.

В состав высших грибов входят два класса, которые отличаются друг от друга по характеру формирования половых спор. У сумчатых грибов (аскомицетов) половые споры (аскоспоры) образуются внутри особых сумок (асков), в то время как у базидиальных (базидиомицетов) половые споры (базидиоспоры) образуются на поверхности особых тел, называемых базидиями.

Высшие грибы, полностью утратившие способность к половому размножению, объединены в большую группу несовершенных грибов, в которую входит около 25 000 видов.

У многих аскомицетов акоспоры в сумках (4 или 8 акоспор, возникающих в результате двух делений мейоза и еще одного митотического деления ядра) расположены в строго линейном порядке. Такое расположение акоспор делает возможным их разделение путем рассечения и очень облегчает анализ наследственных свойств всех акоспор в сумке. Это *тетрадный анализ*, дающий возможность определить наследственные свойства всех четырех клеток (ядер), образующихся в результате двух делений ядра в мейозисе. Тетрадный анализ, правда, проводится и у других растений, где возможен анализ всех 4 клеток, образующихся в результате мейоза (водоросли, мхи, папоротники), но наиболее широко и успешно применяется именно у грибов.

Тетрадный анализ имеет существенное преимущество и позволил выяснить и подробно изучить важные явления наследственности, ранее остававшиеся почти совершенно недоступными для экспериментального изучения.

Во-первых, при тетрадном анализе учитываются все продукты мейозиса, а не случайные выборки отдельных спор, происходящих из разных тетрад. Поэтому расщепление, происходящее по законам Менделя, дает точное совпадение с теоретически ожидаемыми соотношениями даже при очень малых выборках (аски одной сумки) вместо далеко неполного приближения к теоретически ожидаемым



Рис. 101. Аски от скрещивания *lys-5*×дикый тип у *Neurospora*. Мутация *lys-5* препятствует нормальному созреванию аскоспор. Большинство зрелых асков на фотографии имеют 4 темных споры дикого типа и 4 светлых споры *lys-5* в различном расположении, в зависимости от распределения гена *lys-5* в I или II делении мейоза (по Хейсу)

соотношениям только при достаточно больших выборках, что имеет место при обычных способах генетического анализа у высших растений и животных.

Примером такого расщепления в соотношении 1 : 1 при моногибридном расщеплении по окраске аскоспор в гибридном аске у сумчатого гриба *Neurospora crassa* могут служить аски, изображенные на рисунке 101. Такая наглядная картина расщепления получается, конечно, только для тех морфологических признаков, которые проявляются у аскоспор и хорошо заметны. При изучении признаков, проявляющихся только на более поздних стадиях развития гриба, и биохимических признаков тетрадный анализ значительно усложняется, так как приходится рассекать аски, выделять аскоспоры, точно отмечая их положение в аске, и затем изучать мицелий, образующийся из выделенных аскоспор.

Во-вторых, расположение аскоспор, обладающих различными аллелями генов, по которым происходит расщепление, зависит от того, в каком порядке происходит расхождение тех участков хромосом, в которых расположены эти гены, в I и II делении мейозиса. Этот порядок зависит от характера связи с кинетическими перетяжками. Если ген остается связанным с кинетической перетяжкой, то расхождение альтернативных аллелей происходит в I делении мейозиса, если же ген отделяется от кинетической перетяжки своей хромосомы в результате кроссинговера и оказывается связанным с кинетической перетяжкой другой хромосомы, то расхождение альтернативных аллелей отодвигается на II деление мейозиса (см. рис. 101).

Эти особенности тетрадного расщепления позволяют точно установить, в каких именно хроматидах хромосомы (в одних и тех же или разных) происходят кроссинговеры, возникающие в разных участках одной хромосомы. Значительно облегчаются выявление и изучение групп сцепления, есть возможность выявить такие формы обмена генами между хромосомами, которые при обычных способах анализа выявить совершенно невозможно.

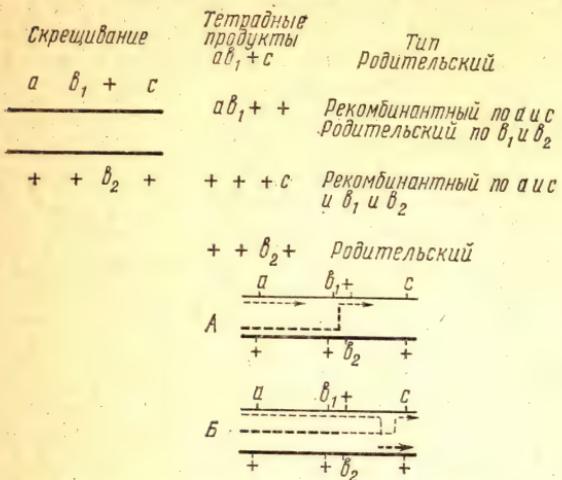
При помощи такого анализа у грибов была открыта и изучена особая форма обмена генами между гомологичными хромосомами, происходящая во время редукционного деления и известная под названием *конверсии генов*. При конверсии гены из одной хромосомы переносятся в другую, гомологичную ей хромосому (точнее хроматиду, так как конверсия обычно происходит между хроматидами), но обратный перенос соответствующих генов отсутствует. Например, при конверсии из хромосомы *AB* гена *B* в хромосому *ab* образуются хроматиды *AB* и *aB*, а не хроматиды *aB* и *Ab*, что получается при кроссинговере. При конверсии из одной хромосомы в другую переносятся отдельные гены или очень маленькие участки хромосом. Для осуществления конверсии, как и для кроссинговера, требуется тесное сближение (конъюгация) между двумя соответствующими хромосомами, обычно имеющие место в профазе I деления мейозиса.

Предполагается, что конверсия генов происходит в результате ошибок копирования во время дупликации генов, заключающихся в том, что один из генов (один из аллеломорфов) копируется дважды, в то время как другой аллеломорф вообще не копируется, в результате чего обе дочерние хроматиды, возникающие вследствие редупликации исходных хромосом, заключают первый аллеломорф и ни одна из них не заключает второй (некопируемый) аллеломорф (рис. 102).

Первоначально конверсия генов была открыта у некоторых грибов и рассматривалась как редкая аномалия, но позднее она была обнаружена у многих грибов и водорослей и даже у некоторых высших растений и выяснилось, что конверсия хотя и не очень часто обнаруживаемое, но вполне закономерное явление, имеющее большое биологическое значение.

Другая важная особенность грибов заключается в их способности к образованию гетерокарионов.

Многие грибы (гетероталические грибы) подразделяются на совместимые группы, и половой процесс (приводящий к образованию дикарионов, а затем к полному слиянию ядер, редукционному делению и образованию гаплоидных спор) возможен только между



мицелиями разных групп совместимости. Эти группы отличаются друг от друга факторами несовместимости, которые определяют возможность соединения между мицелиями с разными факторами несовместимости, но ни в коем случае не между мицелиями одной и той же группы совместимости, имеющими одинаковые факторы совместимости. Примером может служить цикл развития сумчатого гриба *N. crassa*, одного из самых излюбленных

Рис. 102. Схема конверсии генов (по Хейсу)

объектов генетических исследований (рис. 103). Но соединение клеток гифов разных мицелиев, входящих в одну группу совместимости и имеющих одинаковые факторы несовместимости, также вполне возможно, хотя при этом образуются не дикарионы, а гетерокарионы.

Основное отличие гетерокарионов от дикарионов состоит в том, что полного слияния ядер исходных мицелиев, приводящего к редукционному делению, у них никогда не происходит, хотя ядра гетерокарионов свободно выделяют в цитоплазму частицы информационной РНК, по которым, как по моделям, строятся молекулы соответствующих белков-ферментов, что значительно увеличивает жизнеспособность и приспособительные возможности гетерокарионов. Широкое распространение образования гетерокарионов установлено как для базидиомицетов и аскомицетов, так и для многих несовершенных грибов.

Однако в последнее время выяснилось, что гетерокарионы не только повышают жизнеспособность и приспособительные возможности грибов, но и открывают возможность для рекомбинации наследственных свойств исходных мицелиев. Это происходит в результате особого процесса, известного под названием *парасексуального процесса*, или *парасексуального цикла* и имеет особенно большое значение для несовершенных грибов, лишенных способности к половому размножению.

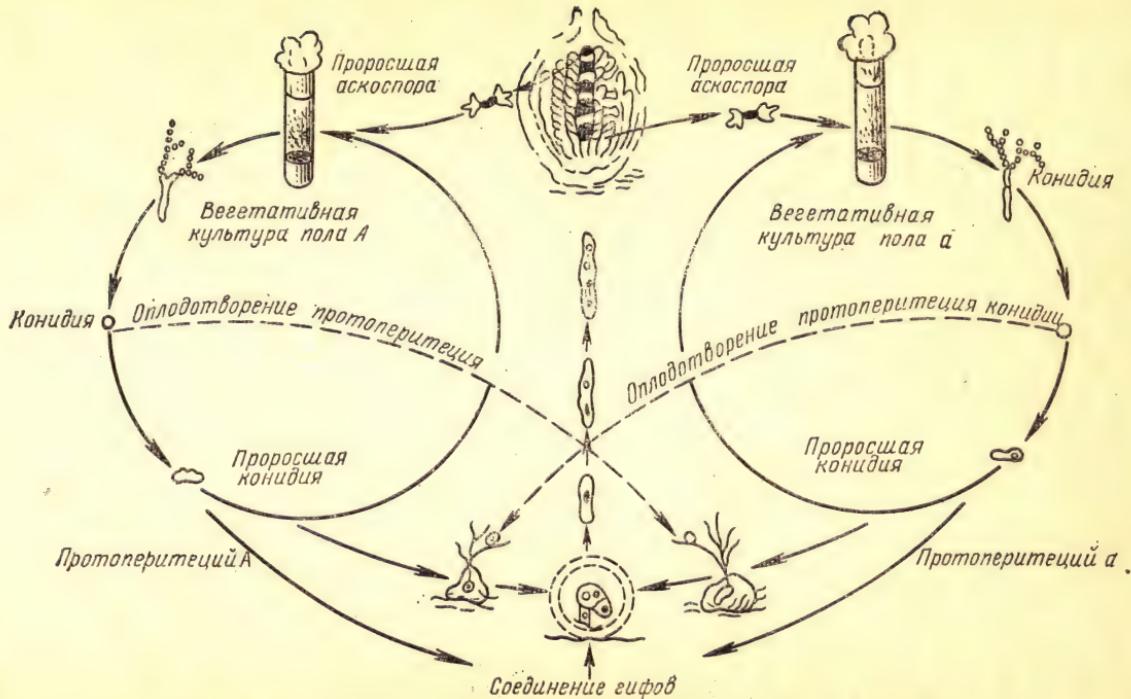


Рис. 103. Схема цикла развития *Neurospora crassa* (по Бидлу и Татум)

Парасексуальный цикл, первоначально открытый и изученный английским генетиком Г. Понтекорво, имеет две основных разновидности.

Во-первых, в гетерокарионах хромосомы ядер разных исходных форм могут сближаться друг с другом и обмениваться участками, что приводит к образованию рекомбинированных хромосом, заключающих смесь генов обоих «родителей» гетерокариона. Это явление, известное под названием «соматического кроссинговера», во многом сходно с обменом наследственной информацией (молекулами ДНК) между гомологичными хромосомами при редукционном делении. Оно приводит к разнообразным рекомбинациям геномов исходных форм сначала в отдельных ядрах, а после деления и перераспределения этих ядер в дочерних клетках и в целых клетках гетерокарионов, без изменения уровня пloidности и числа хромосом в ядрах.

Аналогичное явление (соматический кроссинговер) обнаружено и у высших организмов — в диплоидных клетках животных и растений и особенно часто в триплоидных клетках эндосперма покрытосеменных растений.

Во-вторых, в некоторых случаях в гетерокарионах может все же происходить аномальное слияние ядер одной группы совместимости и затем в таком соединенном ядре постепенно происходит потеря отдельных хромосом до тех пор, пока от двойного набора хромосом остается только одинарный набор хромосом. Но в этом одинарном наборе могут остаться любые сочетания хромосом исходных форм, соединение которых дало начало гетерокариону. Так как, кроме того, в аномальном диплоидном ядре свободно может происходить соматический кроссинговер, то возможности рекомбинаций при этой разновидности псевдосексуального цикла не уступают возможностям рекомбинаций при нормальном половом размножении.

Гаплоидные клетки с рекомбинированными ядрами в результате завершения парасексуального цикла образуются на концах гифов и могут вступать в соединение с другими гаплоидными клетками, давая начало самым разнообразным новым гетерокарионам.

Парасексуальный цикл широко распространен в природе, обеспечивает основной материал для действия естественного отбора в процессе эволюции несовершенных грибов и значительно увеличивает наследственную изменчивость и пластичность тех базидиальных и сумчатых грибов, у которых половое размножение встречается сравнительно редко.

Сделаны также успешные попытки использовать парасексуальный цикл в селекции для сочетания хозяйствственно ценных признаков различных селекционных штаммов несовершенных грибов путем синтетической селекции, основанной на парасексуальном рекомбинировании этих признаков. Примером этого могут служить исследования Макдональда (Macdonald, 1963), получившего гетерозиготные диплоиды путем соединения высокопроизводительных по пенициллину штаммов *Penicillium chrysogenum* и выделившего

затем гаплоидные выщепенцы, производившие значительно больше пенициллина, чем наиболее производительная исходная форма.

Бактерии как протокариоты. Бактерии являются протокариотами и образуют отдельный тип — Schizomycetidae. В состав его входят организмы с мелкими, примитивно устроеными клетками. Поперечник бактерий чаще всего составляет 0,5—1 мкм, но крайние размеры поперечного сечения варьируют от 0,1 до 5 мкм. Строение ядер бактериальных клеток своеобразное и очень примитивное.

Деление примитивных ядер бактерий значительно отличается от типичного митоза. Далеко идущая спирализация хромонем (нитей ДНК), приводящая у организмов с типичными клетками к формированию хромосом (в профазе митоза); у бактерий, как правило, отсутствует. В примитивных ядрах бактерий, называемых карюсомами, хромонемы (которые довольно часто называют бактериальными хромосомами) в течение всего цикла индивидуального развития бактериальных клеток остаются неспирализованными и имеют форму длинных и очень тонких нитей, которые можно наблюдать только при помощи электронного микроскопа.

Интересной особенностью хромонем бактерий является их кольцеобразная форма, которая нарушается и заменяется формой свободных нитей только при разрывах колец. Эти разрывы могут происходить в любой точке кольца.

Большинство бактерий бесцветны, но есть и окрашенные бактерии, способные к автотрофному питанию путем синтеза углеводов из углекислоты и воды благодаря использованию солнечной энергии. Существуют аэробные бактерии, нуждающиеся в свободном кислороде, и анаэробные бактерии, не нуждающиеся в свободном кислороде.

Сравнительно недавно установлено, что бактерии способны к половому размножению, известному под названием *сексдукции* и имеющему очень своеобразный характер. Сексдукация подробно изучена у кишечной палочки (*Bacterium coli*, или *Escherichia coli*). При сексдукации бактерии подходят друг к другу, и между их клетками образуется тонкий соединительный канал, через который хромонема бактерии-донора (F^+) переходит в клетку бактерии-реципиента F^- . Процесс сексдукации происходит только между клетками бактерий F^+ и F^- и передача хромосом возможна только в одном направлении — от F^+ к F^- .

У бактерий F^+ для осуществления процесса сексдукации необходимо, чтобы их кольцевая хромосома была разорвана и приняла форму нити с двумя свободными концами, так как кольцевая хромонема не может переходить из одной бактерии в другую через тонкий соединительный канал, образующийся между конъюгирующими клетками бактерий (рис. 104).

У обычных бактерий F^+ такие разрывы кольцевых хромонем происходят очень редко, а потому и процесс сексдукации у них осуществляется с частотой около 1 случая сексдукации на 1 000 000 клеток. Но известны штаммы бактерий, обозначаемые как *Hfr* (пер-

вые буквы английского названия High frequency of recombination — высокая частота рекомбинаций), у которых эта частота сексдукции в тысячи раз выше, чем у обычных штаммов F^+ .

Эта разница объясняется тем, что для разрыва кольцевой хромосомы необходимо присоединение к ней особого фактора плодо-

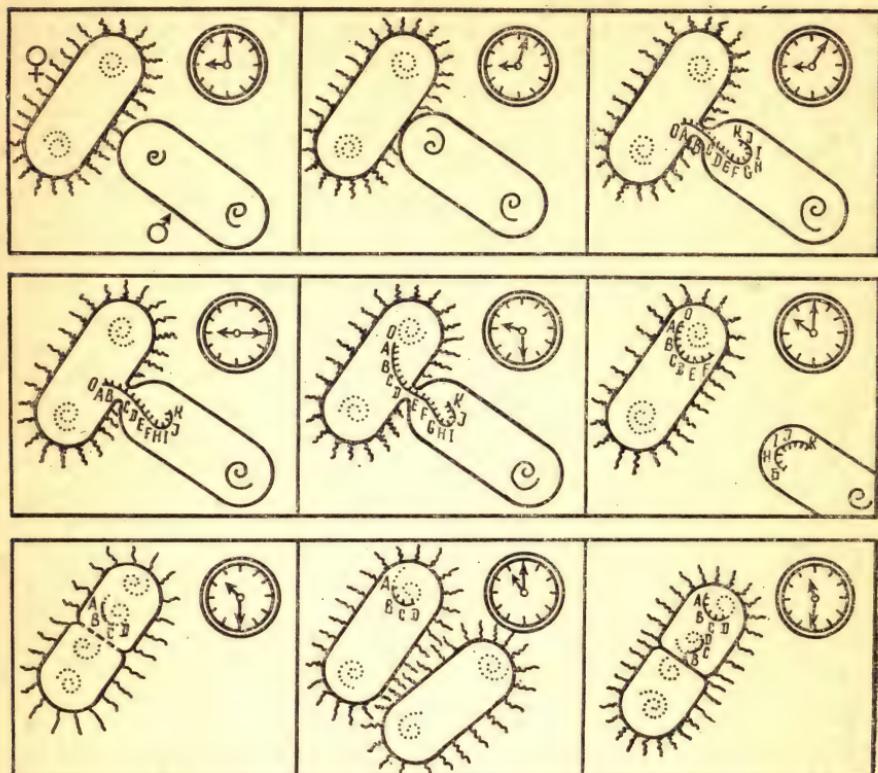


Рис. 104 Схема конъюгации Hfr — бактерии (без жгутиков) с F^- — бактериями (с жгутиками). Часы показывают время от начала приготовления смеси культур. Буквами обозначена последовательность расположения генетических детерминантов вдоль хромосомы донора (по Жакобу и Вольману)

витости, который у штаммов F^+ находится в цитоплазме и присоединяется к кольцевой хромонеме, разрывая ее, только очень редко, что и обуславливает редкость сексдукции у штаммов F^+ . У штаммов Hfr фактор плодовитости всегда присоединен к хромонеме, которая вследствие этого имеет линейное строение, что и обуславливает высокую частоту сексдукции у этих штаммов.

У штаммов F^+ находящийся в цитоплазме фактор плодовитости может присоединиться к любой точке кольцевой хромонемы, которая при этом разрывается в точке прикрепления фактора плодовитости, давая начало линейным хромонемам самого различного строения. У штаммов Hfr , напротив, фактор плодовитости всегда

уже включен в хромонему, которая вследствие этого является линейной и имеет строго определенное строение, различное у разных штаммов. Эта разница зависит от места прикрепления фактора плодовитости, которое определяет, какие именно участки кольцевой хромонемы оказываются расположеными на концах линейной хромонемы.

Соединение конъюгирующих бактерий очень непрочно и соединительный канал, связывающий конъюгирующие бактериальные клетки, легко разрушается под влиянием случайных причин или используемых экспериментатором резких внешних воздействий, причем это часто происходит значительно раньше, чем вся хромонема успеет перейти из клетки донора в клетку реципиента. Понятно, что в случае таких разрывов чаще всего успевают завершить переход участки хромонемы, расположенные вблизи конца хромонемы, противоположного месту прикрепления фактора плодовитости, так как именно этим концом хромонема всегда входит в соединительный канал, в то время как участки, расположенные на том конце хромонемы, к которому прикрепляется фактор плодовитости, успевают перейти в бактерию реципиента F^- несравненно реже. Полный переход всей хромонемы завершается примерно в течение двух часов и осуществляется очень редко, так как разъединение конъюгирующих клеток обычно происходит значительно раньше.

После завершения перехода участок хромонемы бактерии-донора, попадающий в клетку бактерии-реципиента, в течение некоторого времени (в течение ряда делений) репродуцируется одновременно с репродукцией хромонемы бактерии-реципиента. В течение этого срока такие бактерии являются частичными диплоидами (диплоидами по участку хромонемы, полученному от бактерии-донора и гаплоидами по тому участку хромонемы, который не успел перейти в клетку-реципиент) и могут быть использованы для изучения взаимодействия (доминирования и рецессивности) аллеломорфных генов, расположенных в диплоидном участке хромонемы.

В некоторых случаях такое состояние может продолжаться неопределенно долго (устойчивые частичные диплоиды — мерозиготы). Но обычно после сравнительно небольшого количества делений клетки одни из генов, расположенных в перенесенном участке хромонемы бактерии-донора, включаются в соответствующие места хромонемы бактерии-реципиента, где они заменяют соответствующие им (аллеломорфные) гены реципиента, а остальные гены донора полностью элиминируются. В результате возникают рекомбинированные гаплоидные клетки, заключающие различные сочетания генов, по которым были частично гетерозиготны диплоидные клетки, давшие им начало.

Вопрос о том, какие именно гены участка хромонемы донора будут включены в рекомбинированную хромонему реципиента, в значительной мере зависит от случайности и решается по-разному для различных гаплоидных клеток, образующихся в потомстве исходной частично диплоидной клетки. Поэтому однородная популяция частично диплоидных клеток, происходящая от одной исход-

ной частично диплоидной клетки, может дать начало многим рекомбинированным гаплоидам с совершенно разными генотипами.

Новые сочетания генов донора и реципиента, возникающие в результате сексдукции, используются в генетике для составления карт хромосом бактерий, аналогичных картам хромосом растений и животных (см. гл. 7). Для составления таких карт применяются два способа: анализ характера сочетаний различных генов в рекомбинированных гаплоидах, образующихся в результате сексдукции, и определение скорости перехода участков хромонемы донора, в которых расположены различные гены, при сексдукции.

Первый способ составления карт основан на предположении, что чем ближе расположены друг к другу определенные гены, тем чаще они передаются вместе от донора реципиенту, и чем дальше, тем реже имеет место их совместная передача. При составлении карт хромосом по этому способу проводится скрещивание штаммов бактерий, отличающихся друг от друга по ряду генов, и затем определяется относительная частота, с которой определенные гены донора вместе передаются в рекомбинированные гаплоиды реципиента, и таким путем определяется сила сцепления между различными генами, выражаяющаяся в процентах рекомбинаций, которая рассматривается как показатель расстояний между этими генами. Затем при помощи рассуждений, аналогичных тем, которые используются при составлении карт хромосом у высших организмов, выясняется взаимная последовательность расположения этих генов и составляется карта хромонемы.

Второй способ составления карт хромонем бактерий основан на предположении, что расстояние между генами пропорционально разнице времени, в течение которого они переходят от донора к реципиенту при сексдукции. Для точного определения сроков переноса различных генов используется прерывание конъюгации бактерий при помощи интенсивного встряхивания через строго определенные сроки после момента смешивания скрещиваемых штаммов.

Границы участков хромонемы донора, которые успевают перейти в клетки реципиента за определенные сроки конъюгации, определяют при помощи маркерных доминантных генов, отчетливо показывающих свое присутствие у частичных диплоидов вследствие полного доминирования над рецессивными аллелями реципиента. При этом способе составления карт в качестве донора всегда используются штаммы *Hfr*. Так как хромонемы у штаммов *Hfr* линейного, а не кольцевого строения, то и карты хромосом, составленные таким путем, всегда имеют линейный характер. Но карты хромонем, составленные при помощи различных штаммов *Hfr*, резко отличаются друг от друга. Эта разница зависит от того, в каком месте располагается фактор плодовитости и разорвана кольцевая хромонема у используемых штаммов *Hfr*.

Эти противоречия между картами хромонем, получаемыми при использовании различных штаммов *Hfr*, можно объяснить, если перенести их на одну кольцевую карту хромонемы, от разрывов которой в различных точках получаются все эти различные линей-

ные карты хромонем (рис. 105). Сопоставление такой откорректированной кольцевой карты хромонемы, составленной на основании определения сроков передачи различных участков хромонемы при сексдукции, дает очень хорошее совпадение с картой хромонемы, составленной на основании изучения частоты совместной передачи различных генов донора в рекомбинированные гаплоиды при сексдукции.

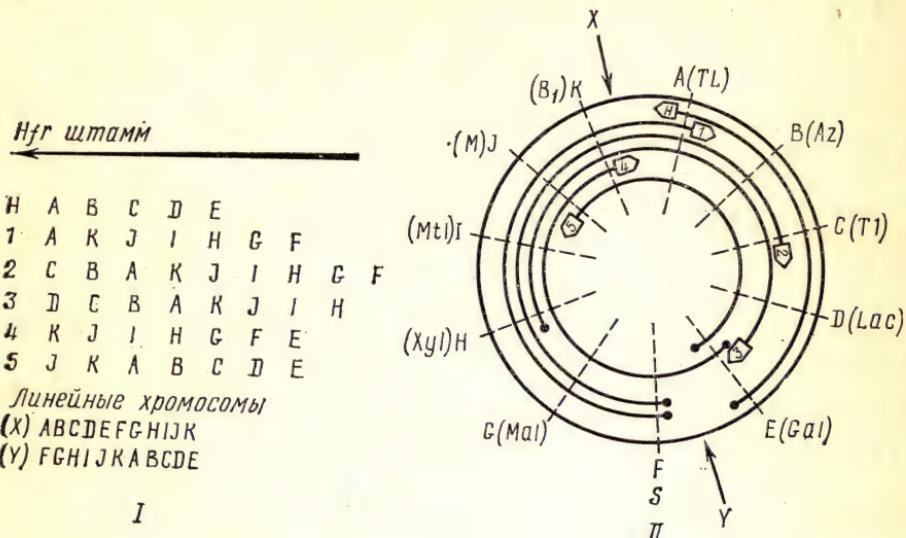


Рис. 105. Схема организации хромосомы *Bacterium coli* штамм Hfr. I — латинскими буквами показана последовательность передачи отдельных маркеров при конъюгации различных штаммов; II — схематическое изображение хромосом различных штаммов. В скобках указаны генетические маркеры. Обозначения маркеров: Th — синтез треонина и лейцина, m — метионина, B₁ — тиамина, Lac — ферментирование лактозы, Az — чувствительность или резистентность к азиду натрия, Gal — галактозы, Mal — мальтозы, Xyl — ксилозы, MtI — маннитола, AZ — чувствительность или резистентность к фагу T₁ (по Гольдфарбу)

Кроме сексдукции, у бактерий известен и другой механизм обмена наследственной информацией между различными индивидуумами и разновидностями, известный под названием *трансформация*.

В общей форме трансформацию можно описать как способность некоторых бактерий усваивать из питательной среды молекулы ДНК, входившие ранее в состав ядер других бактерий, включать их в свою хромонему и приобретать вследствие этого наследственные свойства тех бактерий, в состав ядер которых входили эти молекулы ДНК ранее. Именно так происходит трансформация в природных условиях. При изучении явления трансформации в лабораторных условиях обычно используют выделенные из бактерий-доноров чистые препараты ДНК, добавляя эти препараты в питательную среду, на которой выращиваются бактерии-реципиенты.

Трансформация впервые была открыта Грифитом (Griffith, 1928), а механизм ее изучен Эвери, Маклеод и Маккарти (Avery, Macleod and McCarty, 1944) у пневмококков. В настоящее время способность к трансформации установлена у ряда форм *Pneumococcus*, *Haemophilus*, *Bacillus subtilis* и т. д.

При трансформации используются препараты ДНК с молекулярным весом от $5 \cdot 10^6$ до $15 \cdot 10^6$, размеры которых соответствуют примерно 1/200—1/500 размера ДНК всего генома бактерии.

Генетически установлено, что при трансформации в геном бактерии-реципиента включается всего один ген или немного очень тесно сцепленных генов бактерии-донора.

Для успеха трансформации необходимо, чтобы популяция бактерий-реципиентов находилась в строго соответствующем физиологическом состоянии, известном под названием компетентности и соответствующем кратковременной и небольшой части общего цикла развития бактерий, связанной с повышенной проникаемостью клеточных оболочек к проникновению больших молекул. После проникновения молекул ДНК донора в клетки реципиента молекулы ДНК непосредственно включаются в хромонему реципиента, что убедительно доказано опытами с ДНК, меченной радиоактивным фосфором, в которых метка включалась в ДНК бактерий-реципиентов.

В природных условиях молекулы ДНК выделяются во внешнюю среду из клеток бактерий после смерти и разрушения этих клеток. Такие молекулы ДНК при благоприятных условиях могут проникать в клетки других бактерий, компетентные для восприятия молекул ДНК, и включаться в хромонемы этих клеток, вызывая изменение наследственных свойств клеток-реципиентов. Такая передача молекул ДНК путем трансформации значительно увеличивает возможности обмена наследственной информацией между различными штаммами и даже различными видами бактерий, способных к трансформации, что имеет существенное значение для повышения пластичности и ускорения адаптивных изменений у таких бактерий.

Существует еще и третья форма передачи наследственной информации от одной бактериальной клетки к другой, известная под названием трансдукция и связанная с переносом молекул ДНК вместе с частицами фагов, имеющими пониженную вирулентность.

Вирусы как неклеточные организмы. В состав сборного типа вирусов (Ivanovskij) входят ультрамикроскопически мелкие, не имеющие клеточного строения (доклеточные) живые организмы. Вирусы развиваются и нормально осуществляют свой обмен веществ только в организме хозяина, обмен веществ которого они извращают и приспособливают к своим потребностям. Вирусная частица вне организма хозяина не осуществляет обмена веществ и находится в состоянии анабиоза. У многих вирусов наблюдается особая разновидность полового процесса, заключающаяся в том, что при одновременном заражении организма хозяина двумя различными вирусами может происходить рекомбинация признаков исходных вирусов и образование рекомбинированных частиц виру-

са, обладающих различными сочетаниями признаков исходных форм.

Тип вирусов разделяют на три класса соответственно тем организмам, в которых они паразитируют: фаги бактерий и лучистых грибков, вирусы высших растений и вирусы человека и животных.

Изучение формы и строения вирусов проводится при помощи электронного микроскопа, дающего увеличение в десятки тысяч раз и позволяющего выявить существенные особенности строения этих мельчайших живых организмов.

Среди вирусов полнее других изучены паразиты бактерий — *бактериофаги* и паразиты лучистых грибков — *актинофаги*.

Фаг *T₂*, паразитирующий в кишечной палочке, по внешнему виду несколько напоминает головстика. Длина его головки 100 нм. К головке прикреплен прямой отросток (хвост) длиной в 100 нм и шириной 25 нм (рис. 106). На конце хвоста имеются особые зубцы, при помощи которых фаги прикрепляются к бактериям и даже к пустым оболочкам бактерий, и шесть длинных тонких нитей (длиной в 130 нм и шириной 2 нм). Основной компонент бактериофага *T₂* — двухцепочечная нить ДНК, собранная в компактный клубок внутри головки и одетая белковой оболочкой. В частице фага 60% веса приходится на долю белка и 40% на долю ДНК.

При случайном столкновении свободных частиц бактериофага с соответствующими бактериями частицы фага прикрепляются к стенкам бактерий своими отростками (хвостами) при помощи зубцов и нитей. После прикрепления частицы оболочка бактерии в месте прикрепления растворяется при помощи специального фермента, выделяемого бактериофагом, белковая оболочка отростка резко сокращается, становится короче и толще, а стержень отростка проходит сквозь отверстие в оболочке бактерии и ДНК вприскивается в клетку бактерии в течение примерно одной минуты.

В организме бактерии ДНК бактериофага в течение некоторого времени (около 6 мин) не реплицируется, но контролирует образование особых белков-ферментов, которые извращают нормальный обмен веществ бактерии-хозяина и направляют его в сторону образования веществ, необходимых для синтеза новых молекул ДНК бактериофага. Когда эти вещества накапляются в

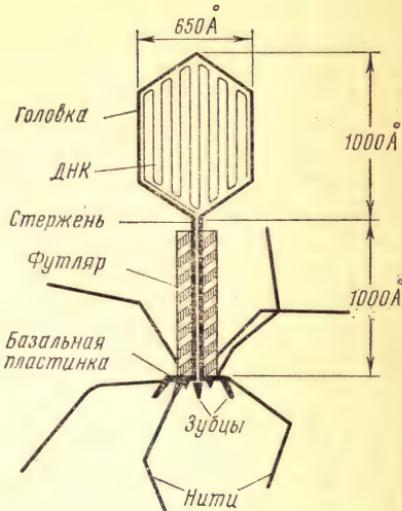


Рис. 106. Морфологические компоненты фага *T₂* и их расположение в интактной структуре. Масштаб выдержан приблизительно (по Хейсу)

достаточно большом количестве, молекулы ДНК бактериофага начинают интенсивно размножаться, и количество ДНК бактериофага в зараженной бактерии увеличивается в 50—80 раз. В этот момент нити ДНК бактериофага начинают свертываться в клубочки, которые одеваются оболочкой из специфического белка, также образующегося в зараженной бактерии под контролем ДНК бактериофага, и превращаются в новые частицы бактериофага.

Затем клетка бактерии лопается, и новые зрелые частицы бактериофага в количестве 100—200 (и больше) выделяются во внешнюю среду и готовы к заражению других бактериальных клеток. Весь цикл внутриклеточного развития бактериофага *T2* обычно продолжается около 25 мин.

Многие сравнительно крупные бактериофаги имеют строение и химический состав, в основном сходные со строением бактериофага *T2*.

Существует особая группа мелких фагов, строение и химический состав которых резко отличаются от строения и химического состава бактериофага *T2*. Размеры этих бактериофагов много меньше и у них полностью отсутствует отросток (хвост). У одного из таких мелких бактериофагов (фаг *ФХ 174*) в инфицирующих частицах носителем наследственной информации является одноцепочечная нить ДНК, которая при развитии внутри бактерий принимает двухцепочечную форму.

Еще более своеобразен химический состав мелких фагов, паразитирующих только в *F⁺* формах *E. coli* и выделенных из сточных вод. У этих бактериофагов носителем наследственной информации является не ДНК, а РНК и количество частиц фага, выделяемых после лизиса бактериальной клетки, исчисляется многими тысячами.

Большинство бактериофагов высоковирулентны и быстро лизируют зараженные клетки (вирулентные фаги). Но существуют и маловирулентные бактериофаги, которые, развиваясь в бактериальной клетке, обычно не вызывают ее лизиса и становятся постоянными внутриклеточными сожителями бактерий (умеренные фаги). Бактерии, являющиеся постоянными носителями умеренных бактериофагов и выделяющие частицы фага только в сравнительно редких случаях лизиса бактериальных клеток, называются лизогенными бактериями. Облучение лизогенных бактерий малыми дозами ультрафиолетовых лучей резко повышает количество лизируемых бактерий и в некоторых случаях вызывает (индуцирует) лизис всей облученной популяции лизогенных бактерий.

Латентная форма, в которой умеренный фаг присутствует в лизогенных бактериях, называется профагом. Под влиянием индуцирующих факторов профаг может переходить в вегетативную форму бактериофага и вызывать лизис бактериальных клеток. Если в бактериальной клетке есть профаг, это делает ее невосприимчивой к инфекционным частицам соответствующего бактериофага.

Помимо штаммов бактериофага с различными свойствами, в пределах этих штаммов известно значительное количество мутан-

тов, отличающихся отдельными признаками. Одни из этих мутантов возникли спонтанно и затем были выделены исследователями, а другие вызваны искусственно при помощи воздействия мутагенных факторов. Эти мутанты широко используются при проведении различных генетических исследований с бактериофагом.

В частности, они имели существенное значение при изучении генетических рекомбинаций у бактериофага.

Бактериофаги способны к своеобразному половому процессу, происходящему при одновременном заражении одной бактериальной клетки двумя разными бактериофагами и приводящему к рекомбинации свойств исходных бактериофагов и образованию рекомбинированных частиц бактериофага, обладающих различными сочетаниями отдельных свойств исходных форм.

Для изучения таких рекомбинаций у бактериофага особенно удобны мутантные линии одного штамма, заключающие несколько различных мутаций.

При исследованиях чаще всего используются строго определенные мутации штаммов бактериофага, которые определяют размеры и форму стерильных пятен (негативные колонии бактериофага, заметные благодаря лизису зараженных клеток бактерий). Эти признаки особенно удобны для учета в потомстве, возникающем в результате рекомбинаций.

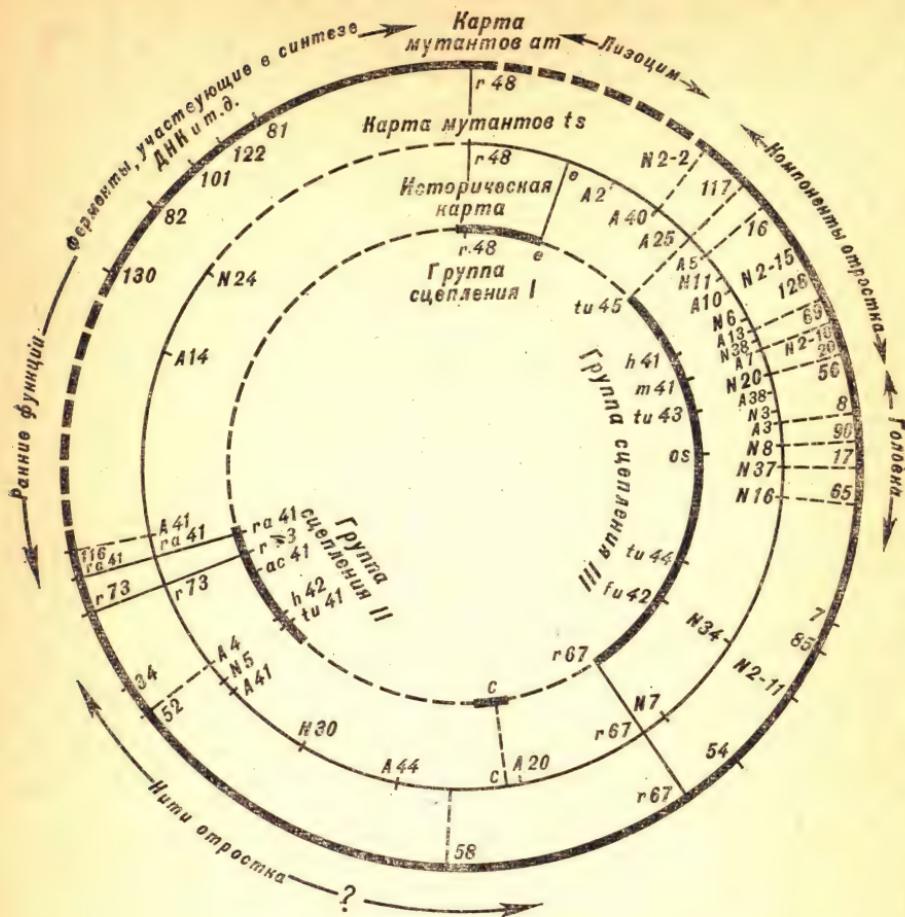
При одновременном заражении бактериальных клеток двумя мутантными линиями бактериофага, отличающимися друг от друга двумя парами генов (контролирующих форму стерильных пятен и набор штаммов бактерий-хозяев, чувствительных к этим линиям), в потомстве бактериофага в результате рекомбинаций между нитями ДНК исходных форм образуются рекомбинированные частицы, заключающие сочетания наследственных признаков исходных линий бактериофага.

При помощи количественного определения появления таких рекомбинированных частиц можно установить, с какой частотой происходит рекомбинация между теми участками нити ДНК, в которых расположены изучаемые гены. Частота рекомбинаций принимается за единицу измерения расстояний между генами и считается, что чем ближе друг к другу расположены два гена, тем реже рекомбинация между ними и, наоборот, чем дальше расположены друг от друга два гена, тем чаще совершается между ними рекомбинация.

На основании этих предположений и данных о частоте рекомбинаций между рядом генов, при помощи рассуждений, аналогичных тем, которые применяются при составлении карт хромосом у высших растений и животных, оказалось возможным составить карты хромосом и для некоторых бактериофагов.

Эти исследования показали, что у бактериофагов только одна группа скрепления и что строение «хромосомы» (нити ДНК), которой она соответствует, очень своеобразно. Эта нить не имеет свободных концов и представляет собой замкнутое кольцо подобно хромонеме бактерий (рис. 107).

KAPITA T 4 D



Дуга $10^\circ = 20$ единиц карты:



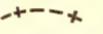
= Отрицательный тест на компле- ментарность



= прямое сцепление



*— Маркеры, использо-
ванные для постро-
ения обеих карт*



= непрямое (выведенное)
сцепление

Рис. 107. Карта кольцевой хромосомы бактериофага *T4*. Историческая карта (внутренний круг) показывает группы сцепления, установленные в ранних исследованиях. Карта мутаций *ts* (средний круг) построена на основании анализа температурочувствительных мутантов. Карта мутации *am* (наружный круг) построена на основании изучения мутантов *am*. Дуга $10^\circ=20$ единицам карты

Но кроме рекомбинации и обмена участками ДНК с другими частицами бактериофага, нити ДНК бактериофага способны также к рекомбинациям с хромонемой бактерии-хозяина и включению в себя небольших участков этой хромонемы. Такие участки, состоящие из сравнительно небольшого количества молекул ДНК бактерии, становятся устойчивой составной частью частицы бактериофага, выделяются вместе с ней во внешнюю среду после лизиса бактериальной клетки и вместе с частицами фага проникают в новые клетки бактерий. В этих клетках такие молекулы ДНК выступают как носители наследственной информации и определяют появление у бактерии-реципиента некоторых свойств бактерии-донора (тех свойств, которые контролируются генами, расположеными в молекулах ДНК бактерии-донора, включенных в частицу бактериофага). Такой перенос наследственных факторов (молекул ДНК) вместе с частицами бактериофага от бактерии-донора в бактерию-реципиент известен под названием *трансдукция*.

В настоящее время явление трансдукции довольно подробно изучено и установлено у *Salmonella typhimurium*, *Escherichia coli*, *Shigella*, *Staphylococcus*, *Proteus* и *Bacillus subtilis*.

В случае вирулентных фагов молекулы ДНК бактерий-доноров переносятся в клетки бактерий-реципиентов, но их нахождение в таких бактериях и влияние на обмен веществ и фенотип бактерий-реципиентов очень кратковременное, так как эти бактерии подвергаются лизису вскоре после проникновения в них частиц вирулентного бактериофага.

С умеренными бактериофагами дело обстоит совсем иначе. В этом случае умеренный бактериофаг обычно не вызывает лизиса клеток бактерии-реципиента и может сохраняться в них в течение многих поколений, превращаясь в постоянную составную часть таких клеток, становящихся благодаря этому лизогенными. Вместе с частицами фага постоянной составной частью таких лизогенных клеток становится и молекулы ДНК бактерии-донора, включенные в эти частицы. Благодаря этому они в течение длительного времени оказывают непрерывное влияние на обмен веществ и фенотип клеток бактерии-реципиента и превращаются, по сути дела, в составную часть генотипа этих клеток.

Больше того, установлено, что умеренные фаги, вызывающие лизогенизацию бактерий, вместе с включенными в них участками хромонемы бактерии-донора прикрепляются к хромонеме бактерии-реципиента (рис. 108) и затем вместе с ней реплицируются и передаются в дочерние клетки.

Таким образом, трансдукция связана с настоящей передачей наследственной информации от бактерий-доноров к бактериям-реципиентам, основанной на переносе некоторых молекул ДНК донора в клетки бактерий, выступающих в роли реципиентов, здесь эти молекулы вместе с частицей фага включаются в хромонему реципиента и потом размножаются и распределяются между дочерними клетками вместе с хромонемой.

Существуют две формы трансдукции: неспецифическая и специфическая. При *неспецифической трансдукции* хромонема бактериофага путем аномальной конъюгации и рекомбинации с хромонемой бактерии-хозяина включает любой участок этой хромонемы. Это зависит, по-видимому, от того, что геном фагов, осуществляющих такую трансдукцию, имеет некоторое сродство с многими участками хромонемы бактерии-хозяина и потому может спариваться с этими участками во время вегетативного размножения, что и обуславливает возможность захвата различных участков хромонемы бактерии-хозяина.

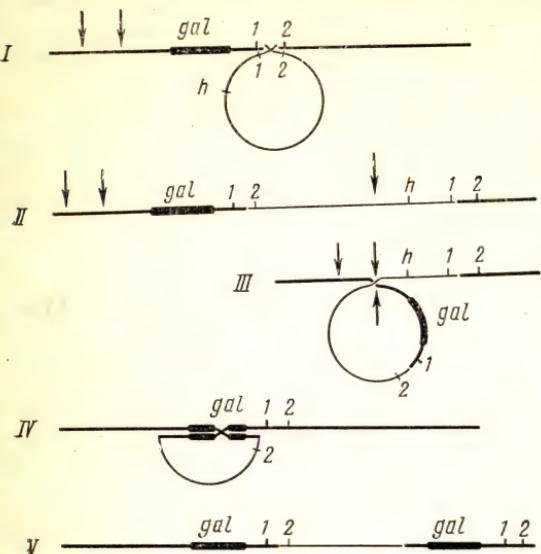


Рис. 108. Включение участка бактериальной хромосомы в кольцевой профаг в результате неправильного спаривания (по Хейсу). I и II — включение профага путем рекомбинации после правильного спаривания; III — образование профага, включившего область *gal* в результате неправильного спаривания; IV и V — включение трансдуцирующего фага в хромосому нового хозяина и его последующее освобождение в результате спаривания и рекомбинации в области *gal*. Область *gal* показана жирной чертой. 1 и 2 — области нормального прикрепления профага. Стрелки показывают те области гомологии между бактериальными и фаговыми хромосомами, в которых может происходить неправильное спаривание

При специфической (или локализованной) трансдукции определенный бактериофаг всегда захватывает и переносит только строго определенный участок хромонемы бактерии-хозяина и прикрепляется к определенному участку хромонемы бактерии - реципиента. При этом участок хромонемы бактерии-донона не замещает соответствующий участок хромонемы бактерии-реципиента и клетка бактерии, заключающая такой бактериофаг, прикрепленный к ее хромонеме, имеет этот участок в двойном количестве: один участок в самой хромонеме

и другой в частице бактериофага, прикрепленной к хромонеме.

При помощи воздействия индуцирующими факторами можно вызвать лизис таких бактерий и выделение частиц фага, которые при этом всегда заключают в своей хромонеме соответствующий участок исходной бактерии-донора.

Такое поведение бактериофагов, осуществляющих специфическую трансдукцию, зависит от того, что они имеют сродство только с одним определенным участком хромонемы бактерии-

хозяина и вследствие этого могут конъюгировать и рекомбинироваться только с этим участком хромонемы бактерии.

В генетике специфическая трансдукция широко используется для уточнения расположения генов в небольших участках групп сцепления (включаемых в частицы бактериофага при специфической трансдукции). Используется она и для изучения взаимодействия аллелей (доминирования и рецессивности), расположенных в тех участках хромонемы, которые оказываются диплоидными при специфической трансдукции.

Строение и генетика других вирусов изучены значительно слабее, чем бактериофага, но все же имеются данные, что как у вирусов животных и человека, так и у вирусов растений строение, способы размножения и основные особенности наследования во многом сходны с соответствующими свойствами бактериофага, хотя и имеют существенные специфические особенности.

В связи с открытием явления трансдукции Д. Ледерберг высказал предположение, что в будущем его можно будет использовать для лечения наследственных болезней человека путем включения доминантной аллели гена, вызывающего определенное наследственное заболевание в ДНК соответствующего вируса при выращивании его в клетках культуры тканей здорового человека и заражения человека, отягченного этим наследственным заболеванием, таким вирусом, нагруженным ДНК доминантной аллели, с тем, чтобы он обеспечил перенос и включение в ДНК хромосом больного ДНК этой аллели и тем самым обеспечил его выздоровление. В течение довольно долгого времени это предположение рассматривалось как очень интересная, но чисто спекулятивная догадка.

В 1971 г. Мерилл, Гирер и Петричанни (Merril C., Geier M., Petricciani T., 1971) вырастили фаг λ на Gal^+ — клетках *Escherichia coli*, а затем ввели его в культуру клеток человека с генотипом Gal^- . Фаг λ проник в клетки человека и путем трансдукции осуществил включение ДНК гена Gal^+ в ДНК хромосом этих клеток. В результате клетки этой культуры приобрели способность вырабатывать фермент гексозо-1-fosfat-урацилтрансферазу и усваивать галактозу в качестве источника энергии. Таким образом догадка Ледерберга получила экспериментальное подтверждение. Несколько позднее был получен и еще ряд экспериментальных подтверждений возможности переноса наследственной информации при помощи трансдукции между очень далекими видами микроорганизмов, растений и животных.

В связи с этим, интерес к переносу наследственной информации при помощи трансдукции и некоторым другим способам между организмами одного вида и даже между очень далекими видами (например, от бактерий к высшим растениям или от бактерий к позвоночным животным) резко увеличился и возникла новая область генетики — «генетическая инженерия». Генетическая инженерия ставит задачу излечения наследственных болезней, создания принципиально новых сортов растений и пород домашних

животных при помощи переноса соответствующей наследственной информации и перестройки генотипов не путем половой гибридизации, а совсем другими путями (трансдукция, трансформация, «гибридизация» соматических клеток и т. д.). В этой новой области генетики уже получены первые, очень обнадеживающие результаты и есть все основания ожидать, что в ближайшем будущем будут сделаны большие открытия, которые резко увеличат возможности селекции растений и животных и медицинской генетики.

ГЛАВА 15

БИОХИМИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА И СТРОЕНИЕ ГЕНА

На первом этапе развития генетики Г. Мендель и его ближайшие последователи не связывали наследственные факторы (гены) с определенными структурными компонентами клетки.

На втором этапе Т. Г. Морган и другие генетики рассматривали гены как очень маленькие участки хромосомы, но вопрос о химическом составе и физическом строении генов и на этом этапе оставался открытым, как и вопрос о конкретных путях влияния генов на индивидуальное развитие организма.

На третьем этапе Г. Меллер и Н. К. Кольцов и некоторые другие исследователи выдвинули гипотезу о том, что гены являются специфическими молекулами белков-ферментов, способными к размножению путем авторепродукции. Эта гипотеза получила широкую поддержку и одно время пользовалась всеобщим признанием среди генетиков. В пользу такого толкования природы геновказалось бы очень убедительно говорило то обстоятельство, что биосинтез в клетках живых организмов определяется разнообразными белками-ферментами. Таким образом, сложилось впечатление, что обнаружен новый и прямой путь к выяснению механизма влияния генов на обмен веществ и индивидуальное развитие живых организмов. Но более углубленное изучение строения белков показало, что молекулы белков не способны к авторепродукции.

В связи с этим на новом этапе развития генетики (последние 20—25 лет) гипотеза о генах как белковых молекулах была отвергнута и признано, что гены являются молекулами или участками молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты, которые контролируют образование молекул строго соответствующих им белков-ферментов и таким образом влияют на обмен веществ и формирование морфологических признаков в онтогенезе.

Связь между геном и признаком. Связь между геном и признаком оказалась более сложной и опосредованной, чем предполагалось по гипотезе, принимавшей гены за молекулы белков-ферментов.

Для правильного понимания механизма действия генов очень большое значение имеет экспериментальное изучение химических реакций, осуществляющихся под контролем белков-ферментов, синтез которых определяют различные гены и взаимодействие

между этими реакциями во внутриклеточном обмене веществ при синтезе ряда аминокислот, органических оснований и витаминов.

Отдельные случаи, в которых удалось установить зависимость некоторых химических реакций процессов биосинтеза от определенных генов, были обнаружены сравнительно давно. К числу таких случаев принадлежит алькаптонурия — наследственное заболевание человека, при котором отсутствует фермент, обусловливающий разрушение гомогентизиновой кислоты до углекислоты и воды. Вследствие этого в моче накапливаются значительные количества гомогентизиновой кислоты, окисление которой на воздухе приводит к образованию черного пигмента и почернению мочи. Бетсон (Bateson, 1902) и Гарро (Garrod, 1907) показали, что это заболевание зависит от одного рецессивного гена и встречается преимущественно в семьях, происходящих от браков близких родственников.

Другим примером может служить наследование окраски цветков, зависящей от присутствия антоцианов и антоксантинов, изучение которого было начато генетиками и биохимиками еще в 1910—1914 гг. и позднее дало очень интересные результаты. Можно было бы привести и еще несколько таких примеров у высших растений и животных.

Вначале эти случаи рассматривались как исключения, а совсем не как основной способ действия генов, выражающийся в контроле образования соответствующих белков-ферментов.

Существенный перелом в изучении этого вопроса произошел только после того, как в качестве основных объектов изучения были привлечены различные микроорганизмы.

Для биохимической генетики основополагающее значение имели исследования Бидла и Татума (Beadle and Tatum, 1941) с сумчатым грибом *Neurospora crassa*. Эти исследователи разработали специальную методику для вызывания и выделения у *N. crassa* так называемых ауксотрофных мутантов, у которых нарушен или инактивирован определенный ген, отсутствует определяемый этим геном фермент и потеряна способность к самостоятельному синтезу определенного ростового вещества (аминокислоты, витамина или азотистого основания), синтез которого зависит от утраченного фермента. Ауксотрофные мутанты не могут расти на питательной среде, если в ней отсутствуют ростовые вещества, способность к самостояльному синтезу которых у них потеряна; в таких условиях эти мутации летальны. Но ауксотрофные мутанты можно сделать жизнеспособными при условии выращивания их на питательной среде, заключающей в достаточном количестве необходимые для них ростовые вещества. Разработанную Бидлом и Татумом методику получения и выделения ауксотрофных мутантов кратко можно описать следующим образом.

Конидии дикого типа *N. crassa* обрабатываются большими дозами мутагенных факторов (лучистая энергия или химические мутагены) и затем наносятся на протoperитеции линии дикого типа противоположного пола (другого соединительного типа). Образующиеся в результате такого скрещивания аскоспоры под лупой вы-

деляются платиновой иглой и наносятся на небольшие кусочки агара, вырезанные из чашек Петри с «полной» питательной средой, т. е. средой, содержащей возможно большее количество различных ростовых веществ. Затем такой кусочек агара переносится в пробирку, где из аскоспоры, после соответствующей тепловой активации, развивается новая колония гриба. Аскоспоры, заключающие ауксотрофные мутации и утратившие вследствие этого способность к синтезу определенных ростовых веществ, получают эти вещества в готовом виде из питательной среды и благодаря этому образуют новые колонии.

Дальнейший анализ потребностей этих колоний в ростовых веществах ведется при помощи так называемой «рутинной» методики, которая состоит в следующем: от изучаемой колонии делаются отсевы на «полную» питательную среду и на «минимальную» питательную среду, заключающую необходимые для *N. crassa* минеральные соли, углевод, используемый в качестве источника энергии, и биотин. Колонии, оттивки которых растут на «минимальной» среде, рассматриваются в качестве неизмененных прототрофов дикого типа, бракуются и исключаются из дальнейшего изучения. Напротив, колонии, оттивки которых не растут на «минимальной» среде, рассматриваются как заключающие какую-то ауксотрофную мутацию, связанную с потерей способности к самостоятельному синтезу одного из ростовых веществ, и включаются в дальнейшее изучение. Во время этого дополнительного изучения от изучаемых колоний делаются оттивки на «минимальные» питательные среды, обогащенные отдельными ростовыми веществами: различными аминокислотами, витаминами и органическими основаниями. Если оттивки определенной изучаемой колонии растут на минимальной среде, обогащенной одним из ростовых веществ, то такая колония считается заключающей ауксотрофную мутацию, обусловливающую потерю способности к самостоятельному синтезу именно этого ростового вещества.

При помощи этой методики Бидл и Татум и их последователи выделили большое количество различных ауксотрофных мутантов, у которых была потеряна способность к самостоятельному синтезу одного из ростовых веществ.

Для некоторых ростовых веществ было найдено довольно значительное количество ауксотрофных мутантов, нуждавшихся в добавлении в питательную среду одного и того же ростового вещества. В связи с этим возник вопрос, что же представляют собой эти мутанты? Являются ли они повторными мутациями одного и того же гена или это мутации различных генов, определяющих синтез одного и того же ростового вещества? Для получения ответа на этот вопрос некоторые линии, нуждавшиеся в одном и том же ростовом веществе, были скрещены между собой и потом проверено, есть ли у второго поколения от таких скрещиваний потребность в соответствующих ростовых веществах.

Результаты такой проверки были различными. В одних скрещиваниях все особи второго поколения нуждались в соответствующем

ростовом веществе. В других — часть линий, возникших из аскоспор второго поколения, была способна расти на минимальной среде с биотином, а некоторые нуждались в добавлении соответствующего ростового вещества в минимальную среду.

Из этих опытов был сделан вывод, что мутанты, скрещивание которых не давало расщепления в F_2 , были повторными мутациями одного и того же гена, а мутанты, скрещивание которых давало расщепление в F_2 , заключали мутации различных генов. Следовательно, среди ауксотрофных мутантов, нуждающихся в одном и том же ростовом веществе, наряду с повторными мутациями одних и тех же генов, имеются и мутанты, заключающие мутации различных генов.

Гипотеза один ген — один фермент и биосинтез аргинина. В своих опытах Бидл и Татум руководствовались рабочей гипотезой один ген — один фермент, основные положения которой могут быть изложены следующим образом.

1. Роль генов в индивидуальном развитии организма состоит в контроле определенных реакций в процессах внутриклеточного обмена веществ. При этом гены выступают в роли специфических наследственно закрепленных белков-ферментов, определяющих отдельные биохимические реакции (при разработке гипотезы Бидл и Татум исходили еще из старого представления о генах как молекулах белков-ферментов).

2. Каждый ген обуславливает только одну, строго определенную первичную ферментативную химическую реакцию (соотношение гена и реакции 1 : 1, т. е. один ген — одна реакция).

3. В случае стойкого изменения гена (мутация) он теряет способность определять образование полноценного белка-фермента и если в клетке нет другого неизмененного аллеломорфа мутировавшего гена, то клетка, заключающая измененный ген, теряет способность осуществлять биохимическую реакцию, которую определял мутировавший ген. Если эта реакция является жизненно важной, то организм, заключающий такой измененный ген и лишенный его нормального аллеломорфа, гибнет — мутация оказывается летальной (смертельной).

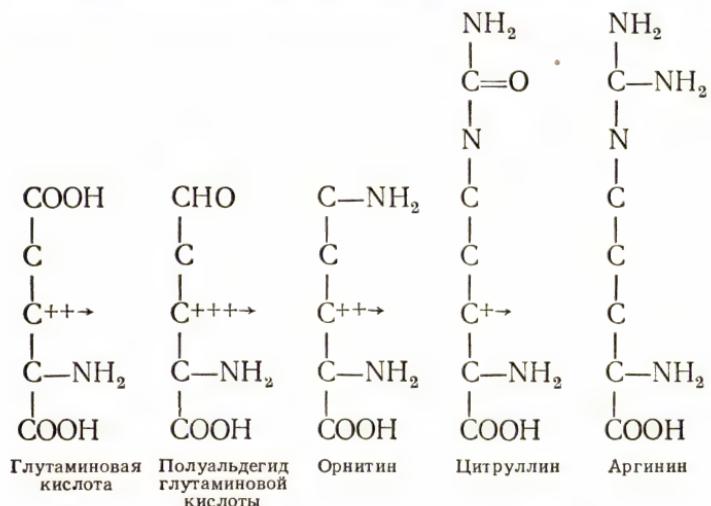
4. В тех случаях, когда летальная мутация связана с потерей способности к самостоятельному синтезу необходимого для жизни ростового вещества, доставление организму с пищей этого ростового вещества может обеспечить жизнеспособность организмов, заключающих такие «летальные» гены.

На первый взгляд обнаружение ряда мутаций различных генов, приводящих к потере способности самостоятельного синтеза одного и того же ростового вещества, противоречит второму правилу рабочей гипотезы Бидла и Татума один ген — одна реакция, так как при этом получается соотношение: много генов — одна реакция. При более углубленном изучении выяснилось, что в действительности эти гены воздействуют не на одну реакцию, а на различные и определяют разные ступени биосинтеза одного и того же ростового вещества. У *N. crassa* и у некоторых других микроорганизмов было

получено значительное количество ауксотрофных мутантов, которые не могли расти на минимальной среде с биотином, но хорошо росли на минимальной среде, обогащенной аргинином, что указывало на то, что у всех этих мутантов утрачена способность к самостоятельному синтезу аргинина.

Вместе с тем для ряда таких мутантов было установлено, что при скрещивании их между собой во втором поколении 1/4 аскоспор дает начало прототрофным колониям, способным расти на минимальной среде. Это говорит о том, что они являются мутациями различных генов. При более внимательном изучении таких мутантов, однако, выяснилось, что они нуждаются в разных ростовых веществах. Одни из мутантов могли расти на «минимальной» среде только при условии добавления к этой среде аргинина, другие — при добавлении к ней как аргинина, так и цитруллина. Третий росли на «минимальной» среде, обогащенной аргинином, цитруллином или орнитином. Для четвертой группы мутантов было достаточно добавление аргинина, цитруллина, орнитина или полуальдегида глутаминовой кислоты. И, наконец, пятая группа мутантов могла расти на «минимальной» среде с добавлением к ней одной из пяти аминокислот: аргинина, цитруллина, орнитина, полуальдегида глутаминовой кислоты или глутаминовой кислоты.

Результаты этих исследований говорят о том, что биосинтез аргинина в клетках микробов проходит через ряд промежуточных ступеней, каждая из которых обусловлена сравнительно простой химической реакцией, определяемой одним ферментом, который в свою очередь образуется под контролем определенного гена. Некоторые из этих ступеней (для аргинина 4) точно установлены, а для других имеются только сведения относительно количества их, но промежуточные реакции, связанные с этими ступенями биосинтеза, пока не известны. В схематической форме точно установленные и предполагаемые ступени биосинтеза аргинина выглядят так:



Поперечные черточки указывают на вероятные этапы, на которых прерывается синтез в известных случаях генетического блокирования реакций.

При биосинтезе аргинина обнаружено девять ступеней и установлено четыре промежуточных продукта. У мутантов, утративших способность к самостоятельному синтезу аргинина, нет одного из ферментов, определяющих одну из этих девяти ступеней биосинтеза аргинина. Таким образом, каждый из этих генов определяет образование только одного белка-фермента, в свою очередь обуславливающего только одну из биохимических реакций, происходящих на определенной ступени биосинтеза аргинина. Наличие многих мутаций, утративших способность к самостояльному синтезу аргинина, не противоречит второму правилу гипотезы Бидла и Татума, а, напротив, служит дополнительным подтверждением этого правила, так как у этих мутантов блокированы разные ступени биосинтеза аргинина и в конечном счете оказывается, что одну реакцию все же определяет один ген. Для других ростовых веществ (ароматические аминокислоты, метионин, гистидин, лизин, изолейцин, валин и т. д.) обнаружена такая же картина существования ряда промежуточных веществ и простых биохимических реакций, обуславливающих образование этих веществ и контролируемых белками-ферментами, что хорошо согласуется с гипотезой Бидла и Татума.

Эта гипотеза позднее встретила еще одно серьезное затруднение. При углубленном изучении генетики грибов и бактерий наряду с обычными генами, определяющими образование белков-ферментов, активно участвующих в обмене веществ, были обнаружены гены, не образующие таких белков-ферментов, обуславливающие различные биохимические реакции клеточного обмена веществ. Такие гены регулируют включение и выключение активной деятельности обычных (основных) генов и названы *генами-регуляторами*.

Гены-регуляторы. Прямые и косвенные данные показывают, что у высших растений и животных гены-регуляторы распространены значительно шире, чем у грибов и бактерий, в связи со значительно более сложным характером их индивидуального развития. Поэтому среди генетиков широкое распространение получило убеждение в том, что существует два резко различных типа генов: одни — обычные, или структурные, гены, контролирующие образование соответствующих им белков-ферментов и через них характер биосинтеза клетки; другие — гены-регуляторы, не контролирующие образование таких белков-ферментов, но влияющие на переход к активной деятельности, связанной с образованием белков-ферментов или с прекращением активной деятельности и переходом в пассивное состояние структурных генов, и таким путем влияющие на окончание одних и начало других фаз или стадий индивидуального развития клеток или даже всего многоклеточного организма. Такое толкование строения и деятельности генов также как будто противоречит второму правилу гипотезы Бидла и Татума.

Однако это противоречие можно устранить, если предположить, что гены-регуляторы тормозят деятельность структурных генов или активируют деятельность таких генов при помощи особых белков-ферментов, образование которых они определяют. В этом случае оказалось бы, что гены-регуляторы так же, как и структурные гены, контролируют образование белков-ферментов и что разница между основными типами генов состоит только в характере действия белков-ферментов, образование которых они определяют. В пользу такого толкования механизма действия генов-регуляторов имеются убедительные данные, но все же для окончательного решения этого вопроса необходимо дополнительное экспериментальное изучение и накопление новых фактов.

В 1945 г. Татум при помощи методики, во многом сходной с использовавшейся для выделения биохимически недостаточных форм у *N. crassa*, осуществил получение ауксотрофных форм у бактерий. В качестве наиболее удобного объекта для такого рода исследований Татум выбрал кишечную палочку *Escherichia coli*.

Предпочтение кишечной палочке отдано потому, что: 1) *E. coli* непатогенна; 2) дикий тип *E. coli* растет на «минимальной» среде очень простого состава; 3) не образует спор; 4) к 1945 г. *E. coli* была уже довольно хорошо изучена благодаря исследованиям, связанным с получением устойчивых форм к некоторым лекарственным веществам и бактериофагу, которые, проводились с этой бактерией в ряде лабораторий.

Татум облучал *E. coli* X-лучами и ультрафиолетовыми, производил редкий посев облученных бактерий на полную питательную среду в чашках Петри и потом от выраставших из одной исходной клетки колоний делал отсевы на полную и минимальную питательную среду. Колонии, отивки которых росли на «минимальной» среде, считались происходящими от неизмененных прототрофных клеток и браковались, а отивки которых не росли на «минимальной» среде, считались происходящими от мутационно измененных клеток и включались в дальнейшее изучение. У таких колоний при помощи рутинной методики (посев на «минимальные» среды, обогащенные различными ростовыми веществами) выяснялось, в каких именно ростовых веществах они нуждаются и затем их включали в коллекцию ауксотрофных линий.

При этой методике отбора ауксотрофные колонии обычно обнаруживаются примерно в количестве: 1 ауксотрофная колония на 200 прототрофных колоний, возникающих из неизмененных клеток исходных форм. Мутации, дающие начало ауксотрофным колониям, связаны с полной инактивацией различных генов. Характер выделяемых мутантов зависит от степени полноты обогащенной питательной среды, на которую высевены бактерии после обработки их мутагенными факторами, так как инактивированы могут быть гены, определяющие синтез любого из ростовых веществ, и рост колоний зависит от того, в какой мере питательная среда может компенсировать инактивацию этих генов.

Татумом и его ближайшим сотрудником Ледербергом (Tatum

and Lederberg, 1946) были получены ауксотрофные мутанты *E. coli*, нуждающиеся в самых разнообразных ростовых веществах: различных аминокислотах, витаминах, пуриновых и пиримидиновых основаниях.

В дальнейшем в такого рода исследования включилось много генетиков и биохимиков. Они разработали новые методы селекции ауксотрофных мутантов, значительно менее трудоемкие и значительно более эффективные, чем метод ручного отбора, применявшийся Татумом (см. гл. 23), и при помощи этих методов получили большое количество разнообразных ауксотрофных мутантов как у *E. coli*, так и у других бактерий.

Этими исследователями было получено значительное количество мутантов разного происхождения, имевших различные изменения одного и того же гена. В дальнейшем были разработаны специальные методы селекции, позволяющие получать различные мутации одного и того же гена в очень больших количествах. Сравнительное изучение таких мутаций выявило качественные особенности белков-ферментов, синтез которых определяли изучаемые гены.

Еще раньше для ряда генов было выяснено, синтез каких именно белков-ферментов они определяют. Эти белки были выделены в химически чистом виде и ферментативные свойства их были подробно изучены. Такое же выделение и изучение белков было осуществлено у ауксотрофных мутантов. При этом у одних мутантов был обнаружен белок, дававший такую же иммунологическую реакцию, как и белок-фермент исходных прототрофных форм, но он был лишен ферментативных свойств. Такие ауксотрофные мутанты были обозначены так *CRm⁺*. У других ауксотрофных мутантов, несмотря на все усилия, не удалось обнаружить белок, иммунологически сходный с белком-ферментом прототрофных форм, и они были обозначены как *CRm⁻*.

Предполагается, что разница между мутантами зависит от глубины мутационного изменения гена, определяющего образование соответствующего белка-ферmenta. Ген, у которого это изменение не очень велико, определяет образование измененного белка, еще сохраняющего свои иммунологические свойства, но уже не может осуществлять ферментативную реакцию и образует *CRm⁺* форму. Если же этот ген изменен очень сильно или даже совсем разрушен, то белок, синтез которого он определяет, оказывается очень сильно измененным или совсем не образуется и возникают *CRm⁻* формы.

Тонкая структура генов. Другое важное направление, в котором изучение разных мутаций (разных аллелей) имело существенное значение,— это тонкая структура генов.

В 1952 г. при анализе нескольких ауксотрофных мутантов *Aspergillus nidulans*, обусловливающих потребность в биотине, Понтекорво (Pontecorvo, 1952) установил, что ни одно из сочетаний ядер этих мутантов в клетках гетерокарионов не обеспечивает восстановления прототрофности. Он высказал предположение, что в пределах гена есть ряд мутационных участков-сайтов, изменение

которых приводит к возникновению мутантов, подобных изученным им и в то же время могущих быть отделенными друг от друга в результате рекомбинаций внутри гена.

Дальнейшее изучение этого вопроса связано с исследованиями, проведенными Демересом (Demerec, 1960) с *Salmonella typhimurium*. У этой бактерии было получено значительное количество ауксострофных мутантов, возникавших в результате мутационного изменения одного гена или ряда генов.

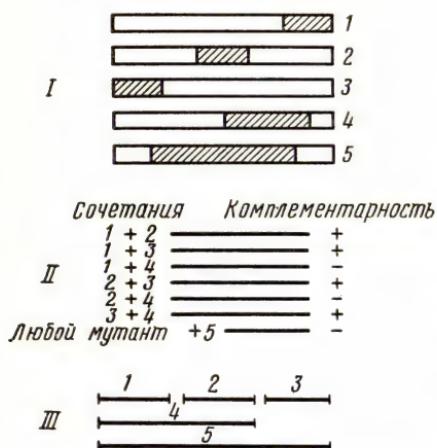


Рис. 109. Межаллельная комплементарность на основе изменения в структуре белковых субъединиц (полипептидных цепей). В данном случае активный фермент образуется в результате соединения двух идентичных субъединиц. I — белковые субъединицы, образуемые различными мутантами (заштрихованные участки показывают структурный дефект); II — тест на комплементарность; III — комплементарная карта (по Хейсу)

вует. Предполагается, что восстановление прототрофности обусловлено тем, что каждая из аллелей комплементарных пар вызывает образование дефектных белков *Crm*⁺, у которых отсутствие ферментативной активности обусловлено различными дефектами. При совместном присутствии в клетке такие дефектные белки могут соединяться между собой, взаимно компенсировать свои дефекты и выступать как полноценный фермент, способный обеспечить соответствующую химическую реакцию биосинтеза.

Вполне понятно, что у тех аллелей, у которых повреждения белка *Crm*⁺ очень велики или такой белок совершенно отсутствует, комплементарность с другими аллелями невозможна.

Предполагается, что между линейным строением ДНК и линейным строением белка-фермента есть соответствие, и участки по-

запомнили расположение генов и их функции. При помощи трансдукции многие из этих мутаций были попарно соединены в одной клетке и установлено, что большинство их могут рекомбинироваться, давая прототрофные рекомбинанты, правда, с очень низкой частотой. Всего было обнаружено около 60 локусов, в пределах которых удалось обнаружить по нескольку сайтов.

Другой способ изучения тонкой структуры генов — проверка межаллельной комплементарности. Дело в том, что при соединении в одной клетке мутационно измененных аллеломорфов одного гена (аллелей), каждый из которых порознь обуславливает ауксострофность, в некоторых сочетаниях появляется способность к самостоятельному образованию ростового вещества, синтез которого определяет исходный ген. В то же время при других сочетаниях такое восстановление прототрофности полностью отсутствует.

В то же время при других сочетаниях такое восстановление прототрофности полностью отсутствует.

вреждений белка-фермента соответствуют местам повреждений ДНК. По характеру комплементарности аллелей можно судить о характере повреждений ДНК этих аллелей. Дело в том, что комплементарность может иметь место только в тех случаях, когда поврежденные участки соединяемых аллелей расположены в разных местах гена и у этих аллелей остаются неповрежденными участки, способные взаимно компенсировать имеющиеся повреждения (рис. 109).

При сопоставлении карт тонкой структуры генов, сделанных на основании частоты рекомбинаций между сайтами, с «картами» генов, составленными на основании тестов комплементарности, между ними обнаружено значительное соответствие. В настоящее время карты тонкой структуры генов составлены для многих генов различных грибов и бактерий.

Наиболее подробно и глубоко *тонкая структура генов* изучена у *бактериофага*. Это обусловлено тем, что у бактериофага генетические исследования можно проводить в исключительно широких масштабах, вовлекая в изучение многие миллиарды частиц фага, и что у него хорошо выражена способность к рекомбинациям как между молекулами ДНК, так и внутри молекул ДНК.

Основные исследования в этой области выполнены Бензером (Benzer, 1957). Он провел тщательное изучение сравнительно небольшого участка хромонемы бактериофага *T4*, обозначенного как *rII*. Участок *rII* составляет 1/100 часть хромонемы этого фага (8 морганид при 800 морганидах во всей хромонеме) и в нем расположены два гена-цистрона (по терминологии Бензера) *A* и *B*, которые контролируют образование белков-ферментов, определяющих форму негативных колоний фага (стерильных пятен, образующихся на колониях бактерий-хозяев).

Бензер обнаружил, что мутанты *rII* образуют хорошо заметные стерильные пятна на штамме *E. coli B*. Но их нет на штамме *E. coli K*, хотя они заражают и убивают клетки этого штамма, так как не могут лизировать клетки бактерий штамма и выделяться из них, в то время как дикий тип фага *T4* образует стерильные пятна на штамме *E. coli K*. Бензер использовал эту особенность мутантов *rII* для выяснения комплементарности различных мутантов *rII* и разработки очень точного и чувствительного метода определения частоты рекомбинаций между такими мутантами. При совместном заражении клеток штамма *E. coli K* двумя мутантами *rII*, у одного из которых мутация произошла в цистроне *A*, а у другого в цистроне *B*, неизмененные цистроны *B* первого мутанта и цистроны *A* второго мутанта взаимно дополняют друг друга и устраняют дефект мутантов *rII*, которые приобретают способность лизировать штамм *K* и давать стерильные пятна.

В тех случаях, когда оба мутанта заключают мутации в одном цистроне, такая взаимная помочь оказывается невозможной, и стерильные пятна не образуются. Разница в поведении мутантов позволяет установить, в каком цистроне находится мутация изучаемого мутанта и является основным способом — «комплементарным

тестом» для распознавания цистронов. При одновременном заражении клеток штамма *E. coli* B двумя разными мутациями *rII* после лизиса зараженных клеток наряду с исходными мутантами появляются и рекомбинированные частицы фага: частицы дикого типа и двойные мутанты, заключающие две мутации. Но частота появления таких рекомбинированных частиц у различных пар мутантов варьирует в очень широких пределах — от 0,02% до нескольких процентов. При скрещивании мутантов, заключающих

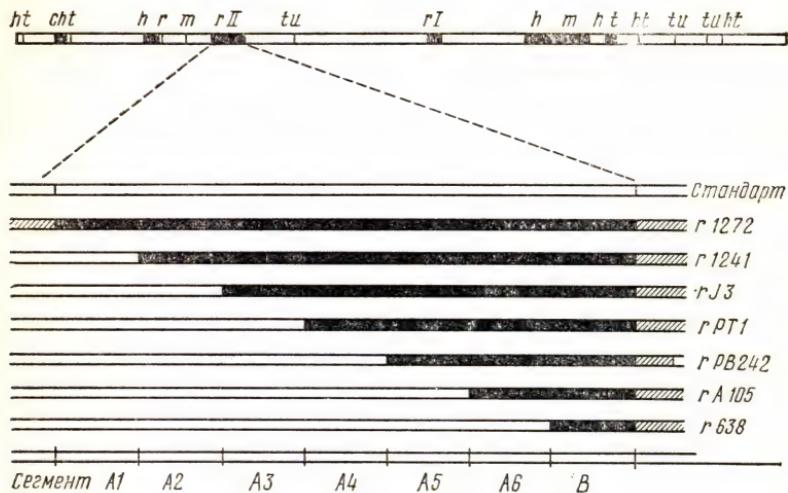


Рис. 110. Подразделение области *r II* фага *T4* на семь сегментов при помощи делеций. Вверху область *r II* показана в сравнении со всей генетической картой фага. Карта состоит из маркеров, картированных у фага *T4* и у родственного ему фага *T2*. Семь сегментов области *r II* определены при помощи набора делеций, начинающихся в различных точках и распространяющихся к правому концу (правый предел не обозначен, о чем свидетельствует штриховка) (по Хейсу)

мутации, расположенные очень далеко друг от друга, рекомбинанты появляются очень часто, а при заражении бактерий мутантами, в которых мутации расположены очень близко, частота появления рекомбинантов оказывается исключительно редкой.

Для предварительного установления месторасположения вновь получаемых мутаций в пределах генов (цистронов) Бензер широко использовал скрещивание с мутантами, в которых месторасположение и размеры выпавших участков локуса *rII* были заранее точно установлены (рис. 110). В тех случаях, когда изучаемая мутация находилась в той же части локуса, как и делеция, возникновения частиц дикого типа в результате рекомбинаций не происходило. В тех же случаях, когда изучаемая мутация находилась в другой части локуса, чем делеция, после совместного заражения бактерий такими мутантами систематически происходило образование рекомбинированных частиц дикого типа.

Проверкой делециями (см. рис. 110) и дополнительным уточнением частоты рекомбинаций с соседними мутациями Бензер составил очень подробную карту тонкой структуры локуса *rII* и его двух цистронов *A* и *B*.

Всего Бензер получил и картировал 2400 спонтанных и индуцированных мутантов *rII*, которые были распределены в 308 сайтах. 200 из этих сайтов входили в цистрон *A* и 108 — в цистрон *B*. Бензер проверил расстояние между сайтами и установил, что наименьшее расстояние между ними равно всего 0,02 процента рекомбинаций и составляет 1/400 часть общей длины локуса *rII*. Так как в состав локуса *rII* входит около 800 пар нуклеотидов, то это минимальное расстояние равно двум парам нуклеотидов. В связи с этим Бензер предложил отказаться от понятия гена как единицы наследственности и заменить его тремя новыми понятиями: цистрон, мутон и рекон.

Цистрон — это функциональный участок хромонемы, соответствующий молекуле ДНК, контролирующей образование одного строго определенного белка-фермента. В состав цистрона входит несколько сот пар нуклеотидов (в среднем от 300 до 600). Из всех новых единиц наследственности цистрон ближе всех остальных стоит к старому понятию гена.

Рекон — наименьшая единица рекомбинаций (которая может обмениваться, но не может разделиться при генетических рекомбинациях). Размер рекона не превышает две пары нуклеотидов.

Мутон — единица мутаций, представляющая собой наименьший участок молекулы ДНК, изменение которого еще может привести к возникновению мутации, и соответствует, вероятно, одной паре нуклеотидов.

Многие генетики не согласны с точкой зрения Бензера и вслед за Бидлом считают, что функциональные единицы хромонем, выделяемые при помощи биохимического, комплементационного и тонкого генетического анализа, соответствуют единицам наследственности, которые генетики долго называли генами и что то, что эти единицы подразделяются на субъединицы, способные мутировать и рекомбинироваться, не может быть достаточным основанием, чтобы перестать называть их генами.

ГЛАВА 16

КОД НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

В генетике твердо установлено, что от одного поколения клеток к другому у большинства организмов наследственная информация переносится молекулами ДНК, за исключением некоторых вирусов, у которых эту роль выполняет особая форма РНК. В процессе индивидуального развития эта информация переносится от молекул ДНК на молекулы белков-ферментов; они в свою очередь контролируют основные особенности обмена веществ.

Молекулы ДНК являются гетерополимерами, составленными из 4 различных мономеров (нуклеотиды четырех азотистых оснований), в то время как белки — гетерополимерами, заключающими 20 различных мономеров (аминокислот). В связи с этим возник вопрос, каким образом наследственная информация с молекул ДНК передается на молекулы белков. Решение его во многом сходно с расшифровкой письменности мертвых языков, только речь идет не о расшифровке языков древних народов, а о расшифровке языка живой природы. Поэтому в генетике используются понятия, выработанные шифровальщиками и филологами, но в очень своеобразной форме.

Алфавит кода нуклеиновых кислот. Речь идет о расшифровке алфавита из 4 букв, который используется для записи «языка», имеющего 20 слов. Буквами считают азотистые основания (точнее, нуклеотиды, заключающие различные азотистые основания), входящие в состав молекул ДНК, а словами — сочетания различных азотистых оснований, определяющие включение определенных аминокислот в молекулы белков.

Расшифровка началась с выяснения числа букв в одном слове, так как имелись косвенные данные о том, что число букв во всех словах одинаково.

Если бы слова состояли из одной буквы, то было бы всего четыре слова. Если бы слова состояли из двух букв, то, используя четырехбуквенный алфавит, можно было бы составить не больше 16 слов:

AA	AB	AC	AD
BA	BB	BC	BD
CA	CB	CC	CD
DA	DB	DC	DD

Это также меньше двадцати слов, т. е. числа аминокислот, входящих в молекулы белков.

Но если слова состоят из трех букв, то, используя четырехбуквенный алфавит, можно образовать 64 слова. Следовательно, минимальное число букв в словах должно быть равно трем. Позднейшие исследования показали, что это число соответствует реальной действительности и что включение в состав молекул белков тех или иных аминокислот обусловливают различные сочетания трех азотистых оснований, получившие название триплетов и являющиеся «словами» языка наследственной информации.

Наличие 64 различных сочетаний из четырех букв по три, т. е. 64 слов при 20 аминокислотах, входящих в состав белков, ставит вопрос о значении 44 «лишних» триплетов. Ответить на этот вопрос можно двояким образом. Во-первых, можно предположить, что только 20 слов-триплетов имеют смысл, т. е. определяют включение в молекулы белков 20 различных аминокислот, а все остальные слова-триплеты «бессмыслены», т. е. не могут обуславливать включения определенных аминокислот, так как нет таких амино-

кислот, которые соответствовали бы им. В соответствии с терминологией, разработанной шифровальщиками, такой код называется невырожденным кодом.

Во-вторых, можно предположить, что все триплеты имеют смысл, но ряду аминокислот соответствует не один, а несколько триплетов, которые определяют включение одной и той же аминокислоты (иначе, многие трехбуквенные слова имеют один и тот же смысл). Такой код называется полностью вырожденным кодом.

И, наконец, можно предположить, что имеет место промежуточное состояние, т. е. что некоторым аминокислотам соответствует не один триплет, а несколько, но вместе с тем имеются «бессмысленные» триплеты или триплеты, имеющие иной смысл, чем включение той или иной аминокислоты. Такой код можно назвать частично вырожденным кодом.

Третий важный раздел теоретического аспекта кода нуклеиновых кислот — вопрос о характере считывания наследственной информации, записанной порядком чередования триплетов в молекулах нуклеиновой кислоты. Включаются ли пограничные азотистые основания в соседний триплет и таким образом входят в состав двух различных триплетов (перекрывающийся код) или каждое азотистое основание входит всегда в состав только одного триплета?

Тот или иной ответ на эти три вопроса имеет очень большое значение для успешной расшифровки кода нуклеиновых кислот. Но остроумная попытка американского физика Гамова (Gamov, 1954) решить эти вопросы на основе сведений о порядке расположения аминокислот в молекулах некоторых белков и одного из вариантов перекрывающегося кода чисто математическим (расчетным) путем потерпела неудачу. Стало очевидно, что решение возможно только экспериментальным путем после накопления нового фактического материала.

При расшифровке письменности мертвых языков решающее значение имеют находки двуязычных надписей, на которых одинаковый текст записан при помощи изучаемой, еще нерасшифрованной письменности и на известном языке при помощи известной письменности (подобные надписи на Розетском камне, сыгравшим решающую роль при расшифровке древнеегипетских иероглифов). Некоторое время казалось, что найти такую двуязычную надпись для кода нуклеиновых кислот невозможно, и поэтому расшифровка кода — дело далекого будущего. В действительности такую двуязычную надпись удалось найти сравнительно скоро в лице синтетических нуклеиновых кислот строго определенного строения, и это очень ускорило расшифровку кода нуклеиновых кислот¹.

Решающее значение для успешного использования таких синтетических нуклеиновых кислот имело получение и изучение бесклеточных систем, способных синтезировать молекулы белков.

¹ В этом случае роль первого компонента двуязычной надписи играет синтетическая РНК, а роль второго компонента — образующийся под ее контролем белок, аминокислотный состав которого можно было точно установить.

Ниренберг и Маттеи (Nirenberg and Matthaei, 1961) показали, что если разрушенные клетки *E. coli* центрифугировать при большом числе оборотов, выделить из осадка рибосомы и смешать их с надосадочной жидкостью, которая содержит транспортную РНК и ферменты, необходимые для синтеза белков, то можно получить активную бесклеточную систему. Такая система в присутствии аденоцинтрифосфата (макроэргического соединения, доставляющего энергию, необходимую для многих химических реакций биосинтеза) и системы, синтезирующей аденоцинтрифосфат, способна синтезировать новые молекулы белков. Это можно установить, наблюдая включение меченых аминокислот в такие молекулы.

Синтез новых молекул белков стимулируется добавлением к системе смеси аминокислот и рибонуклеиновой кислоты с относительно высоким молекулярным весом. Добавление РНК, выделенной из вируса мозаики табака, увеличивает синтез новых молекул белка значительно сильнее, чем добавление рибосомной РНК. Это говорит о том, что такая добавленная РНК подобно собственной информационной РНК служит матрицей для синтеза новых молекул белка. При исключении из системы ранее образованной информационной РНК весь синтез новых молекул белка целиком зависит от добавленной РНК.

Таким образом, если к бесклеточной системе добавить синтетическую РНК строго определенного состава (синтез такой РНК уже вполне освоен биохимиками и производится при помощи фермента полинуклеотидфосфорилазы) и затем определить аминокислотный состав белков, сформировавшихся по модели такой матрицы (молекулы РНК), то тем самым можно определить зависимость включения определенных аминокислот от определенных триплетов в модельной РНК.

В 1961 г. Ниренберг установил, что при добавлении в бесклеточную систему, приготовленную из *E. coli* и лишенную предобразованной информационной РНК, синтетической поли-У (полиурациловая РНК), в этой системе происходил синтез молекул белка полифенилаланина (количественное определение образующегося полифенилаланина производилось путем добавления в бесклеточную систему фенилаланина, меченого С¹⁴, выделения образовавшегося белка, выпадающего в осадок, и определения в нем количества С¹⁴). Из этого следует, что триплетом, кодирующем включение в белок аминокислоты фенилаланина, является триплет, заключающий три урацила УУУ. Так было найдено первое слово «языка» кода нукleinовых кислот — триплет, кодирующий включение фенилаланина.

Вместе с тем в исследованиях Ниренберга был найден метод, открывающий путь к расшифровке и всех остальных слов кода нукleinовых кислот: добавление к бесклеточной системе различных синтетических РНК и определение аминокислот, входящих в состав белков, которые образуются под контролем таких синтетических РНК. Ряд исследователей включились в разработку этого важного вопроса и менее чем за год был расшифрован код для 19 амино-

кислот из 20, обычно входящих в состав белков. Этот успех был достигнут путем получения синтетических рибонуклеиновых кислот, заключающих различные сочетания разных азотистых оснований, добавления этих РНК к бесклеточной системе и определения аминокислотного состава белков, образующихся под контролем таких РНК.

Сопоставление вероятного количества (доли) различных триплетов в добавляемых РНК с количеством (долями) различных аминокислот в белках, образующихся по моделям этих РНК, позволяет установить для отдельных аминокислот те триплеты, которые определяют включение именно этих аминокислот. Так, при добавлении полиадениловой кислоты (поли-А) в бесклеточной системе происходит синтез полилизина, в то время как при добавлении полицитидиловой кислоты (поли-Ц) образуется полипролин. Это показывает, что включение лизина обусловливается триплетом ААА, в то время как включение пролина определяется триплетом ЦЦЦ.

При добавлении к бесклеточной системе синтетической РНК с урацилом и цитозином в образующийся белок помимо фенилаланина и пролина включаются и некоторые другие аминокислоты. Такая РНК может заключать различные количества разных триплетов в зависимости от соотношения урацила и цитозина в смеси, из которой она синтезируется. Так, если добавить фермент полинуклеотидфосфорилазу к смешанному раствору мононуклеотидов в соотношении 3 доли уридуна к 1 доле цитидина, то образуются полинуклеотиды, в состав которых входит больше всего триплетов УУУ, несколько меньше УУЦ, УЦУ и ЦУУ, еще меньше ЦЦУ, ЦУЦ и УЦЦ и совсем мало ЦЦЦ.

Триплеты, включающие два или три цитозина, встречаются в молекулах таких РНК настолько редко, что их влиянием на включение аминокислот в молекулы белков в первом приближении можно пренебречь. Но если какой-то из триплетов, заключающих один цитозин, обусловливает включение определенной аминокислоты, то такая аминокислота должна включаться в белок в количестве, равном примерно одной трети количества фенилаланина, включение которого определяет триплет УУУ.

Экспериментальная проверка показала, что добавление такой РНК к бесклеточной системе вызывает внесение в белок, помимо фенилаланина, также еще и серина в количестве, составляющем примерно $\frac{1}{3}$ от количества включенного фенилаланина. Это убедительно показывает, что «кодовым словом» для серина служит один из трех триплетов: УУЦ, ЦУУ или УУЦ, но какой именно из них, выяснить при помощи этого метода исследования невозможно.

Путем добавления к бесклеточной системе синтетических РНК, приготовленных из смесей различных мононуклеотидов и заключавших разные триплеты, и последующего определения аминокислотного состава образующихся белков и количественного соотношения различных аминокислот в этих белках были расшифрованы

Таблица 6

Код нуклеиновых кислот

Аминокислота		Кодовые слова РНК		
Аланин	ЦЦГ	УЦГ ²		
Аргинин	ЦГЦ	АГА	УЦГ ²	
Аспарagine	АЦА	АУА		
Аспарагиновая кислота	ГУА			
Цистеин	УУГ ¹			
Глутаминовая кислота	ГАА	АГУ ²		
Глутамин	АЦА	АГА		
Глицин	УГГ	АГГ		
Гистидин	АЦЦ			
Изолейцин	УАУ	УАА		
Лейцин	УУГ	УУЦ	УУА	УУУ ⁴
Лизин	ААА	ААГ ³	ААУ ³	
Метионин	УГА ²			
Фенилаланин	УУУ			
Пролин	ЦЦЦ	ЦЦУ ⁵	ЦЦА ⁵	ЦЦГ ⁵
Серин	УЦУ	УЦЦ	УЦГ	
Тreonин	ЦАЦ	ЦАА		
Триптофан	ГГУ			
Тирозин	АУУ			
Валин	УГУ			

¹ Возможно, кодовое слово представляет собой не УУГ, а ГГУ.

² Точно не известно, необходим ли У.

³ Точно не известно, необходимы ли Г и У.

⁴ В основном кодирует фенилаланин.

⁵ Точно не известно, необходимы ли У, А и Г.

Таблица 7

Полный словарь генетического кода

Первая буква	Вторая буква				Третья буква
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ } Фен	УЦУ }	УАУ }	УГУ }	У
	УУЦ }	УЦЦ }	УАЦ }	УГЦ }	Ц
	УУА }	УЦА }	УАА }	УГА }	
Ц	УУГ }	УЦГ }	УАГ }	УГГ }	
	ЦУУ }	ЦЦУ }	ЦАУ }	ЦГУ }	А
	ЦУЦ }	ЦЦЦ }	ЦАЦ }	ЦГЦ }	Г
А	ЦУА }	ЦЦА }	ЦАА }	ЦГА }	
	ЦУГ }	ЦЦГ }	ЦАГ }	ЦГГ }	У
	АУУ }	АЦУ }	ЦАУ }	АГУ }	Ц
А	АУЦ }	АЦЦ }	ААУ }	АГЦ }	
	АУА }	АЦА }	ААЦ }	АГЦ }	А
	АЦГ }		Аспк		Г
Г	АУГ Мет	ГЦУ }	ААА }	АГА }	
	ГУУ }	ГЦЦ }	ААГ }	АГГ }	Г
	ГУЦ }	ГЦА }	Лиз		У
Г	ГУА }	ГЦГ }	ГАУ }	ГГУ }	Ц
	ГУГ }		ГАЦ }	ГГЦ }	
			Асп	ГГА }	А
Г			ГАА }	ГГГ }	Г
			ГАГ }		
			Глу		

«кодовые слова» для всех аминокислот, обычно входящих в состав белков (табл. 6).

При анализе данных, приведенных в таблице 6, видно, что: 1) включение многих аминокислот определяет не один, а несколько триплетов — два, три или даже четыре триплета (для лейцина и пролина); 2) код установлен для 40 из 64 триплетов. Для большинства триплетов установлен только состав азотистых оснований, а не порядок их взаимного расположения.

В дальнейшем на основе изучения кода нуклеиновых кислот при помощи искусственно синтезированных мононуклеотидов, имеющих строго определенный химический состав, оказалось возможным установить не только состав азотистых оснований, входящих в состав триплетов, но и порядок их взаимного расположения. Выяснилось, что 61 триплет определяет включение той или иной аминокислоты, 3 триплета (кодона) не определяют включение аминокислот, а, вероятно, играют «роль» стоп-сигналов, т. е. знаков, указывающих конец генетического сообщения (прекращение синтеза полипептидной цепи) — триплеты УГА, УАА, УАГ (в таблице 6 отмечены значком¹).

Как видно из таблицы 7, вырожденность кода еще больше увеличилась.

Универсальность кода. После того как на модели бесклеточной системы *E. coli* расшифровка кода нуклеиновых кислот была в основных чертах закончена, возник вопрос об его универсальности. Специфичен ли код только для этой бактерии или имеет универсальное значение для всех живых организмов? Очень большое значение имела бы повторная расшифровка кода нуклеиновых кислот у организмов, резко отличающихся от *E. coli*, и желательно при помощи способов совсем других, чем использованные для расшифровки кода при помощи бесклеточных систем *E. coli*.

Всем этим требованиям удовлетворяют исследования Виттмана (Wittman, 1962), посвященные расшифровке кода нуклеиновых кислот вируса мозаики табака. У этого вируса носителем наследственной информации служит особая РНК, способная к авторепродукции подобно ДНК у других организмов. Свободные частицы вируса мозаики табака представляют собой свернутые нити РНК, одетые белковой оболочкой. С помощью особых приемов РНК и белок можно разделить. После такого разделения РНК сохраняет способность заражать листья табака и образует в зараженных клетках полноценные частицы вируса, состоящие из РНК и белковой оболочки.

Химический состав белков оболочки вируса мозаики табака изучен очень подробно и установлен качественный состав, количество и взаимное расположение аминокислот, входящих в состав молекул этих белков (рис. 111). Установлено также, что замена всего одного нуклеотида на нуклеотид, заключающий другое азотистое основание, в молекулах РНК уже приводит к изменению химического строения и ферментативных свойств белка, а вследствие этого и к появлению фенотипически проявляющейся мутации

Рис. III. Локализация случаев замены аминокислот в белковой цепи вируса мозаики табака (карта последовательности аминокислот в молекуле белка вируса мозаики табака). Буквой *T* показаны места распада цепи под действием трипсина (по Виттману)

вируса. Такие мутационно измененные частицы вируса затем стойко сохраняют свои свойства в течение неопределенного долгого срока. У вируса мозаики табака получены и индуцированные мутации, причем среди использованных мутагенов наиболее интересные результаты дала азотистая кислота. Азотистая кислота вызывает дезаминирование азотистых оснований и при этом происходит вполне закономерное превращение одних азотистых оснований в другие, которое в некоторых случаях принимает устойчивый характер и передается потомству, вызывая мутационное изменение вируса. Такое устойчивое изменение наблюдается у аденина, который под влиянием азотистой кислоты превращается в гипоксантин, после репликации РНК заменяющийся на гуанин. Таким образом, под влиянием азотистой кислоты в РНК в некоторых участках происходит замена аденина на гуанин. Но такая замена вполне закономерно приводит к замене одних триплетов, заключающих аденин, другими, в которых аденин заменен на гуанин.

Виттман рассчитал,

какие именно замены одних триплетов другими происходят при замене аденина на гуанин (рис. 112) и использовал эти расчеты для сопоставления изменения триплетов с изменением аминокислотного состава белков оболочки у мутантов вирусов, возникающих под воздействием азотистой кислоты.

Для этой цели путем обработки очищенного нуклеопротеида дикого штамма (*vulgare*, или *A14*) вируса мозаики табака азотистой кислотой и последующего заражения листьев табака такими обработанными частицами он получил около 100 мутантов вируса

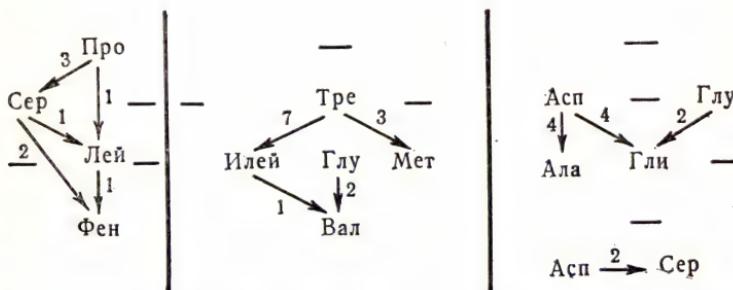


Рис. 112. Схема замены аминокислот у мутантов вируса мозаики табака, полученных при помощи азотистой кислоты. Цифры обозначают число мутантов (по Виттману)

мозаики табака, среди которых около 30 имели изменение в аминокислотном составе молекул белка оболочки. У некоторых мутантов удалось установить местоположение измененной аминокислоты и характер замены (см. рис. 111, где измененные аминокислоты подчеркнуты жирной чертой).

Если суммировать все эти «замены», то получается схема (рис. 113), на которой видно, что замены при мутациях, вызываемых азотистой кислотой, всегда происходят только в одном направлении. Так, пролин замещается лейцином, а лейцин, в свою очередь, фенилаланином, но фенилаланин никогда не замещается пролином или лейцином. Треонин замещается изолейцином, который, в свою очередь, замещается валином, но валин никогда не замещается изолейцином или треонином. Такой характер замещений хорошо согласуется с направленным воздействием азотистой кислоты, вызывающей дезаминирование азотистых оснований.

Виттман, сопоставляя характер этих замещений аминокислот у мутантов с теоретически ожидаемыми изменениями триплетов, сделал ряд заключений о вероятном составе триплетов, определяющих включение этих аминокислот в белки. Затем он сопоставил выявленные таким образом кодовые слова с кодом нуклеиновых кислот, установленным на основании изучения бесклеточных систем *E. coli*, и пришел к заключению, что результаты его исследований хорошо согласуются с кодом, установленным для *E. coli*. Изучение замены

отдельных аминокислот в аномальных гемоглобинах человека (см. гл. 14) показало, что характер этих замен также хорошо соответствует коду нуклеиновых кислот, установленному на бесклеточной системе *E. coli*.

В связи с этим есть серьезные основания считать, что код нуклеиновых кислот сформировался на очень ранней стадии становления мира живых организмов и имеет универсальное распространение как у наиболее примитивных, так и у наиболее высоко организованных современных живых существ. В настоящее время точно установлено, что код нуклеиновых кислот является колинеарным, триплетным, неперекрывающимся и в высокой мере вырожденным.

Рис. 113. Октетная схема замены аминокислот у нитритных мутантов вируса мозаики табака (по Виттману)

даче наследственной информации, влиянии генов на обмен веществ организма.

Биосинтез белков. В интеркинезе хромосомы подвергаются деспирализации и превращаются в очень длинные тонкие нити хромонем, состоящие из двухцепочечных молекул ДНК и связанных с ними молекул сравнительно простых белков-гистонов. Основная особенность молекул ДНК в процессе репликации хромонем заключается в способности к разделению на одноцепочечные нити и к достройке дополнительных цепей, вновь превращающих молекулы ДНК в двухцепочечные нити, что приводит к удвоению числа нитей и обеспечивает репродукцию молекул ДНК. Но вместе с тем у молекул ДНК есть и другая столь же важная особенность, обеспечивающая моделирование молекул РНК и последующий биосинтез белков-ферментов.

В определенные моменты интеркинеза у отдельных молекул ДНК две цепочки, составляющие эти молекулы, разъединяются и освобождают свои активные стороны — реактивные группы азотистых оснований.

Такие активированные участки хромонемы, состоящие из одноцепочечных молекул ДНК, служат центрами синтеза новых молекул РНК. К открытым реактивным группам азотистых оснований ДНК из ядерного сока подходят и пристраиваются соответствующие группы мононуклеотидов, заключающих рибозу. Эти мононуклеотиды выстраиваются в линейном порядке, точно соответствующем взаимному расположению соответствующих азотистых оснований в модельной молекуле ДНК. Затем мононуклеотиды соединяются между собой через остатки фосфорной кислоты и образуют гетерополимер — полинуклеотид РНК (рис. 114, II).

Строение такой молекулы РНК соответствует строению и в первую очередь взаимному расположению азотистых оснований

той молекулы ДНК, по модели которой они строятся, но вместо тимина в них располагается урацил и вместо дезоксирибозы — рибоза. Эта РНК называется *информационной РНК* или *РНК-посредником*. Молекулы ее заключают около 500 единиц — остатков мононуклеотидов, входящих в РНК, и имеют длину около 200 нм¹.

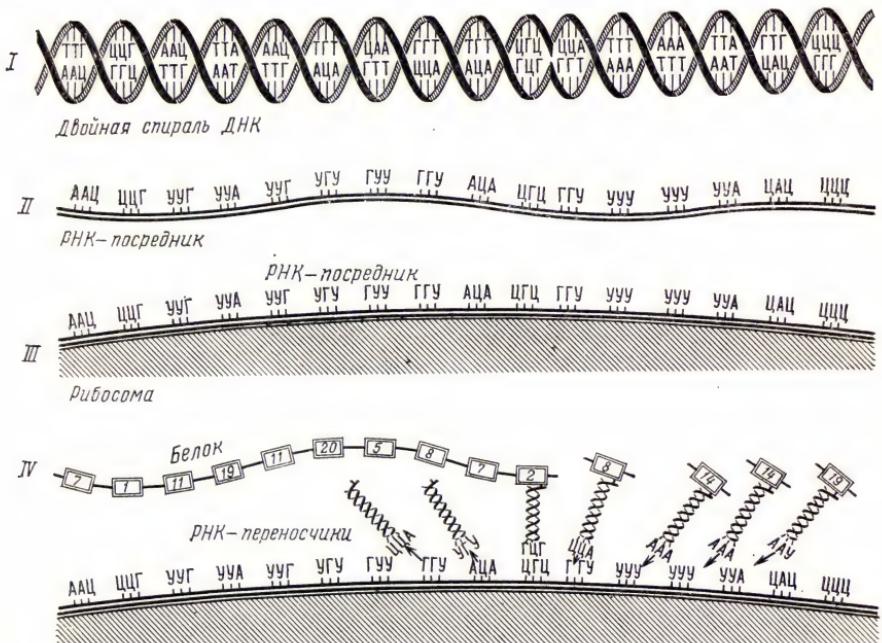


Рис. 114. Схема синтеза молекул РНК-посредника по модели ДНК и молекул белка по модели РНК-посредника. I — модельная молекула ДНК; II — молекула РНК-посредника, образовавшаяся по модели ДНК; III — соединение РНК-посредника с рибосомой; IV — синтез белка-фермента по образцу РНК-посредника (по Ниренбергу)

Молекулы РНК-посредника одноцепочечные. Затем молекула РНК-посредника отделяется от модельной молекулы ДНК и проходит через оболочку ядра в цитоплазму. В цитоплазме к молекуле РНК-посредника подходит рибосома (*III*), по-видимому, снабжающая ее энергией, необходимой для синтеза молекул белка. В таком состоянии молекул РНК-посредника служит моделью для синтеза молекул того белка-фермента, образование которого она определяет.

Синтез этого белка осуществляется путем построения всех входящих в него аминокислот в порядке, строго соответствующем рас-

¹ Число же мононуклеотидов и длина отдельных иРНК варьируют в широких пределах, в тесной связи с размерами молекул тех белков, синтез которых они контролируют и могут значительно отклоняться от этих средних величин.

положению кодирующих их триплетов в молекуле модельной РНК и последующего соединения их благодаря этому в одну полипептидную цепь молекулы белка.

Влияние триплетов РНК, определяющее порядок взаимного расположения аминокислот, осуществляется не на свободные аминокислоты, а только на активированные аминокислоты, которые соединяются с соответствующими молекулами особой формы РНК, называемой *РНК-переносчиком* или *растворимой РНК*.

Молекула РНК-переносчика состоит примерно из 70 субъединиц и имеет длину около 26 нм.

Существует несколько десятков разновидностей РНК-переносчика, каждая из которых способна соединяться только с одной строго определенной аминокислотой — из всех аминокислот, входящих в белки.

Молекулы РНК-переносчика состоят из одноцепочечной нити, которая на большей части своей длины закручена в двойную спираль. Но на противоположных концах этих молекул есть свободные участки одноцепочечной нити. К одному из свободных концов РНК-переносчика присоединяется соответствующая ему аминокислота. Другой конец РНК-переносчика, заключающий триплет, дополнительный к одному из триплетов РНК-посредника, присоединяется к этому триплету при помощи слабых водородных связей. В результате вдоль молекулы РНК-посредника выстраиваются в линейном порядке молекулы РНК-переносчика и связанные с ними молекулы соответствующих аминокислот. При этом порядок взаимного расположения молекул РНК-переносчика в точности соответствует порядку расположения триплетов в молекуле РНК-посредника (*IV*).

Затем происходит соединение соседних молекул аминокислот (кислотными и щелочными группами) в полипептидную цепь и вновь образовавшаяся молекула белка отделяется от молекул

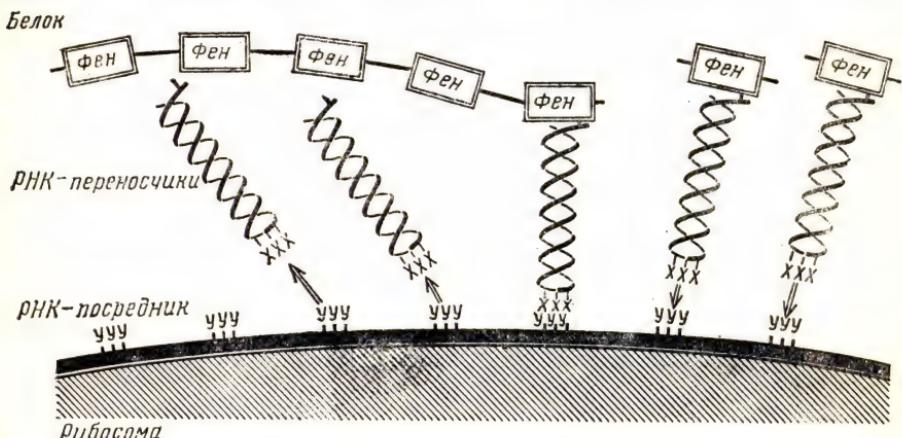


Рис. 115. Схема синтеза белка полифенилаланина по модели РНК-посредника поли-У (по Ниренбергу)

РНК-переносчика. После этого молекулы РНК-переносчика также отделяются от триплетов РНК-посредника, с которыми они были связаны при помощи водородных связей. Свободные молекулы РНК-переносчика и РНК-посредника теперь вновь готовы к присоединению новых молекул аминокислот и к синтезу новых молекул белка (рис. 115).

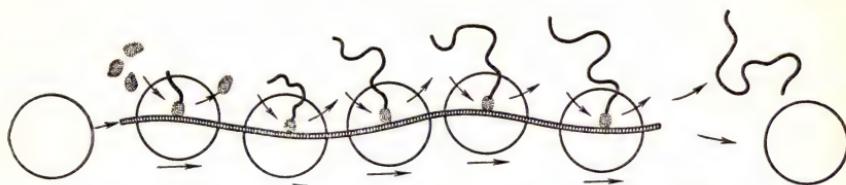


Рис. 116. Синтез молекул белка по модели РНК-посредника при помощи полирибосом (по Рич)

Предполагается, что соединение молекул аминокислот в полипептидную цепь молекулы белка, связанное с потреблением энергии, происходит при помощи рибосом, которые доставляют энергию в форме богатых энергией соединений (аденозинтрифосфат). При этом рибосома подходит к одному из концов молекулы РНК-посредника и постепенно, небольшими скачками начинает продвигаться вдоль этой молекулы. За каждый скачок рибосома продвигается на один триплет, выделяя при этом порцию энергии и осуществляя присоединение новой аминокислоты к формирующейся полипептидной цепи.

Достигнув противоположного конца молекулы РНК-посредника, рибосома заканчивает синтез молекулы белка и отделяется от РНК-посредника. К этому моменту цепь молекулы РНК-посредника уже свободна и на ней может начинать работу другая рибосома, формируя новую молекулу белка-фермента.

На одной молекуле РНК-посредника может одновременно работать несколько рибосом, формируя несколько отдельных цепей новых молекул белков (рис. 116). Обычно на одной молекуле РНК-посредника работают 4—5 рибосом, но известны случаи, когда на одной молекуле РНК-посредника одновременно работают 50—70 рибосом (клетки, зараженные вирусом полиомиелита). Очень вероятно, что такие многорибосомные молекулы РНК осуществляют синтез не одной, а нескольких разных полипептидных цепей. Установлено, что в ретикулоцитах синтез молекулы гемоглобина совершается за 1 мин. В клетках бактерий время синтеза белков еще меньше и для некоторых белков-ферментов составляет всего 10 с.

При более углубленном изучении РНК-переносчика выяснилось, что для некоторых аминокислот существует несколько РНК-переносчиков и что все РНК-переносчики «узнают» разный триплет в РНК-посреднике.

Так, для аминокислоты лейцина известно два РНК-переносчика, из которых один «узнает» триплет *УУГ*, а другой — триплет *УУЦ*.

(рис. 117). Вероятно, что множественность РНК-переносчиков есть у многих аминокислот и вырожденность кода нуклеиновых кислот зависит от такой множественности РНК-переносчиков у аминокислот, для которых установлено несколько «кодирующих слов».

Такое понимание сущности вырожденного кода нукleinовых кислот получило серьезную поддержку в опытах с изменением аминокислоты без изменения РНК-переносчика в агрегатах, состоявших из РНК-переносчика и аминокислоты. Суть этих опытов состоит в следующем. Цистеин, меченный C^{14} , ферментативным путем был присоединен к соответствующей РНК-переносчику. Затем этот молекулярный комплекс был подвергнут обработке никелевым катализатором (*никель Рэнэя*), под воздействием которого цистеин потерял атом серы и превратился в аланин, но связь между измененной аминокислотой и РНК-переносчиком сохранилась.

Когда такой измененный молекулярный комплекс был добавлен вместе с соответствующей синтетической РНК к бесклеточной системе *E. coli*, выяснилось, что включение его определяет триплет УУГ, обычно обуславливающий включение цистеина, вместо триплетов ЦЦГ или УЦГ, normally определяющих включение аланина, и образуется белок, заключающий меченный аланин (рис. 118).

Этот опыт убедительно показывает, что включение определенной аминокислоты в то или другое место

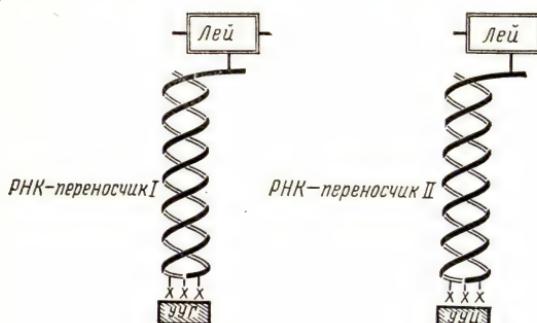


Рис. 117. Два разных типа РНК-переносчика, кодирующие лейцин. Одна узнает триплет УУГ, другая триплет УУЦ (по Ниренбергу)

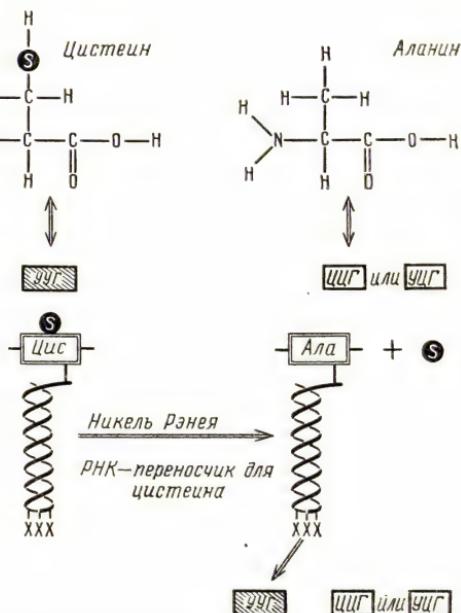


Рис. 118. Схема превращения цистеина, связанного с РНК-переносчиком, в аланин и включение этого аланина в белок вместо цистеина (по Ниренбергу)

молекулы белка определяет не свойства самой аминокислоты, а свойства той РНК-переносчика, с которой эта аминокислота связана.

При детальном изучении биосинтеза белков, проведенном в последние годы, выяснился ряд важных подробностей этого процесса, которые показали, что биосинтез белков является значительно

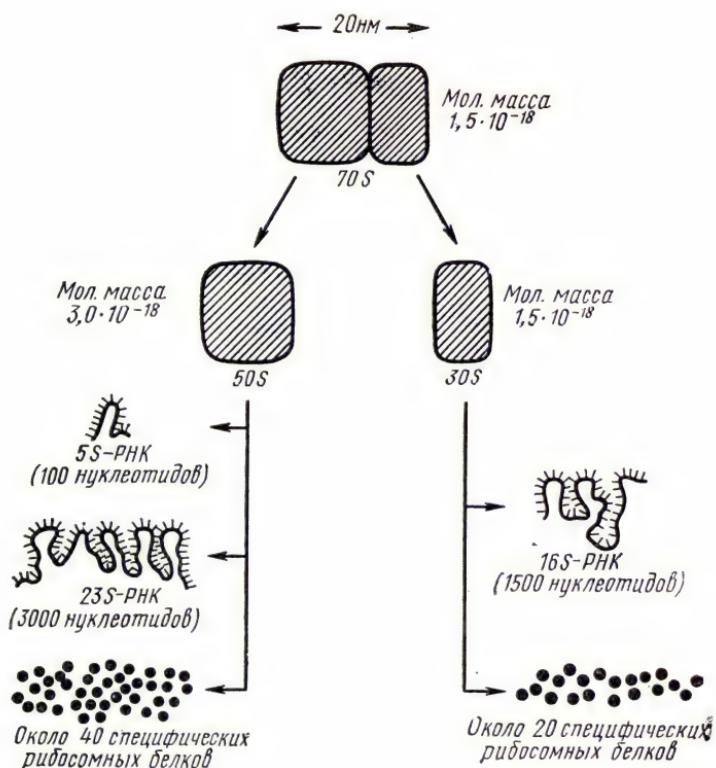


Рис. 119. Схема строения рибосом *Escherichia coli*. При концентрации Mg^{2+} ниже 0,01M 70S рибосомы распадаются на две неравные 30S- и 50S-субъединицы. Субъединицы могут быть далее разрушены до составляющих их РНК и белковых компонентов (по Г. Стрент)

более сложным, чем это представлялось вначале. Для того, чтобы лучше разобраться в подробностях этого процесса, необходимо познакомиться более подробно со строением рибосом и транспортной РНК.

Рибосомы обычно состоят из двух субъединиц — большой 50S и малой 30S (размеры рибосом и их субъединицы определяются по скорости седиментации в сильном гравитационном поле в единицах Свердберга (S), в то время как целая частица рибосомы имеет

70S (рис. 119). Транспортные РНК образуются в ядре путем транскрипции по моделям соответствующих им участков ДНК хромосом, но в момент образования (роста) цепей транспортной РНК под влиянием ряда ферментов происходит изменение строения азотистых оснований, входящих в состав транспортной РНК. Вследствие этого готовые цепи транспортных РНК заключают целый ряд

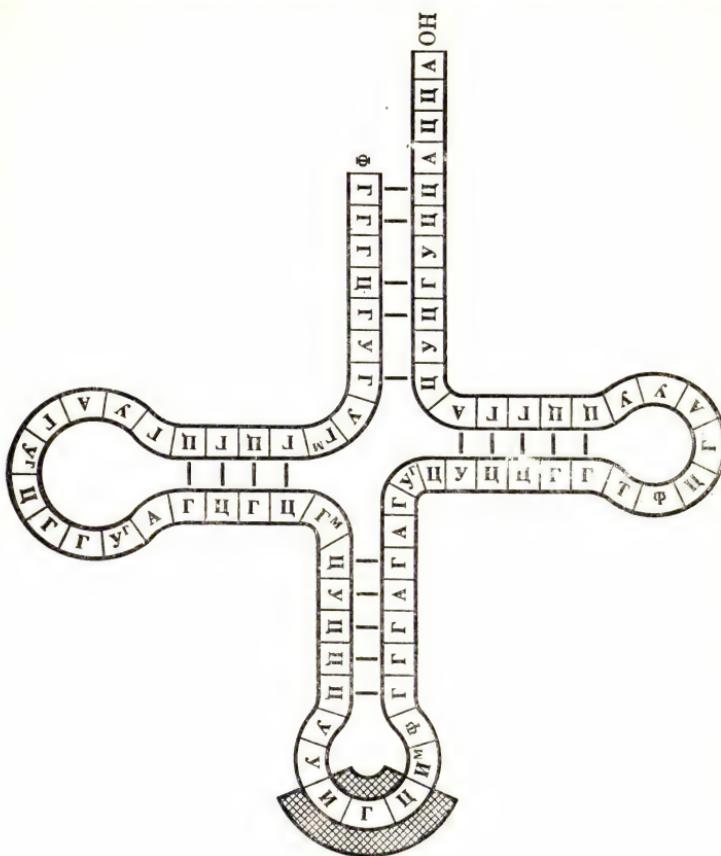


Рис. 120. Структура «клеверного листа» для дрожжевой аланиновой тРНК, построенная на основе рассмотрения оптимального внутримолекулярного комплементарного спаривания: А — У и Г — Ц в линейной последовательности нуклеотидов. Затемненная область отмечает последовательность антикодона ИГЦ (по Г. Стрент)

необычных оснований, таких как: 1-метил-гуаниловая кислота, инозиновая кислота, 1-метил-инозиновая кислота, N²-диметил-гуаниловая кислота, псевдоурациловая кислота, риботимициловая кислота и дигидроуридиловая кислота.

Как уже было отмечено выше, транспортная РНК на одних участках является двуцепочечной, в результате образования водо-

родных связей между соответствующими пуриновыми и пиридиновыми основаниями этих участков, а на других участках — остается одноцепочечной. В результате такого чередования двуцепочечных и одноцепочечных участков транспортная РНК образует своеобразную структуру «клеверного листа» (рис. 120). Установлено, что необычные азотистые основания всегда располагаются в непарных участках транспортной РНК. При этом верхний непарный участок «клеверного листа» соединяется со строго определенной аминокислотой, характерной для данной транспортной РНК, активируя эту аминокислоту, а нижний непарный участок (точнее, определенный триплет этого участка) присоединяется к одному из триплетов информационной РНК, зеркальным отражением которой он является, и тем самым определяет место, в которое будет включена эта аминокислота в молекуле белка, формирующемся по модели этой информационной РНК. Каждая транспортная РНК соответствует строго определенной аминокислоте, с которой она связывается, активируя ее, но у некоторых аминокислот есть несколько разных транспортных РНК, которые могут соединяться с такой аминокислотой, активируя ее и содействуя ее включению в формирующиеся молекулы белков. Но некоторые транспортные РНК играют очень своеобразную роль, контролируя не включение аминокислот в белки, а определяя начало синтеза новых молекул белка.

Среди транспортных РНК есть две, которые связываются с метионином и активируют его. Но у одной из них метионин сохраняет свое строение и в дальнейшем включается в формирующиеся молекулы белков, в то время как у другой метионин подвергается формилированию и превращается в производное метионина — N-формилметионин, который обычно не включается в белки, но контролирует начало синтеза новых молекул белков. Это происходит таким образом, что формилметиониловая транспортная РНК присоединяется к свободной 30S-субъединице рибосомы, после чего эта субъединица уже может связаться с информационной РНК, присоединить свободную 50S-субъединицу и, образовав таким образом 70S-субъединицу, начать синтез полипептидной цепи (рис. 121).

После начала синтеза новой молекулы белка фермилметионильный остаток отщепляется, вследствие чего конечным остатком этой молекулы белка оказывается остаток аминокислоты, стоявший следом за остатком фермилметионина. После окончания биосинтеза молекулы белка 30S- и 50S-субъединицы рибосомы отделяются друг от друга и остаются свободными до тех пор, пока к 30S снова не присоединится формилметиониловая транспортная РНК, а затем информационная РНК и 50S-субъединица рибосомы и весь цикл начинается сначала.

Таким образом, было установлено, что связь между данной парой 30S- и 50S-субъединиц длится только до тех пор, пока 70S-рибосома функционирует на определенной информационной РНК. После же завершения трансляции с этой информационной РНК они отделяются друг от друга и ищут новых партнеров для соединения

с ними через информационную РНК и начала синтеза новой молекулы белка.

Характер считывания наследственной информации. Другой очень важный вопрос, тесно связанный с кодом нуклеиновых кислот,— это вопрос о характере считывания наследственной информации при образовании молекул РНК-посредника по моделям мо-

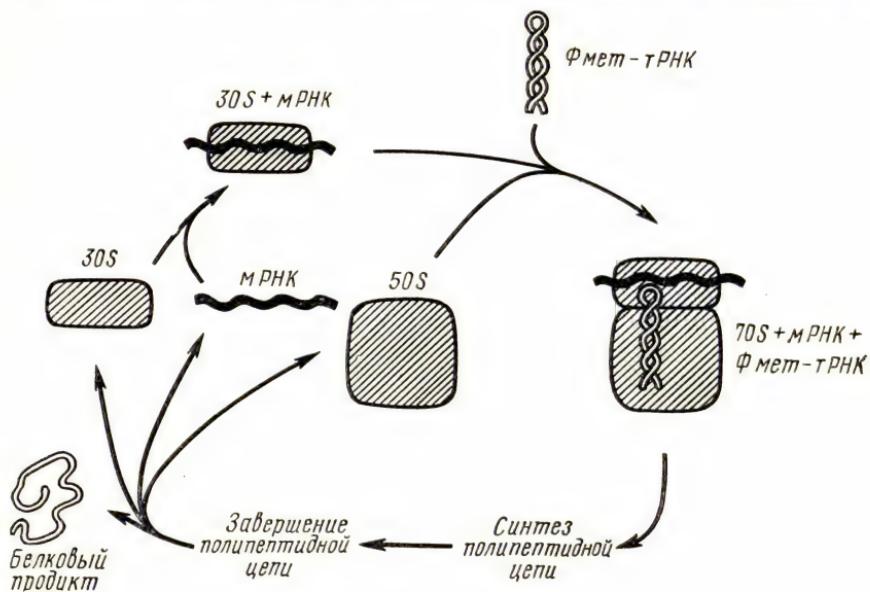


Рис. 121. Схематическое изображение циклического использования рибосомных субъединиц в белковом синтезе (по Г. Стрент)

лекул ДНК и молекул белков по моделям молекул РНК-посредника. Считывание наследственной информации с модельной молекулы ДНК при образовании молекул РНК-посредника всегда начинается с одного конца молекулы ДНК и затем продолжается непрерывно в одну сторону. Поэтому последовательность азотистых оснований РНК-посредника в точности повторяет последовательность их в молекуле ДНК с той только поправкой, что в молекулах РНК-посредника вместо тимина стоит урацил.

Что определяет исходную точку, с которой начинается считывание информации, и точку, на которой это считывание заканчивается, при образовании молекул РНК-посредника остается не совсем ясным, так как размеры (длина) молекул РНК-посредника варьируют в довольно широких пределах. Наряду со сравнительно короткими молекулами РНК-посредника, определяющими синтез всего одной полипептидной цепи, известны и значительно более длинные молекулы РНК-посредника, обеспечивающие синтез нескольких полипептидных цепей.

Весьма вероятно, что размер молекул РНК-посредника зависит

от размера участка, на котором модельная ДНК оказывается однозцепочной (в результате временного разъединения цепей двухцепочной ДНК) в момент образования молекул РНК-посредника.

При образовании молекул белков по моделям РНК-посредника считывание информации также начинается с определенного конца молекулы РНК-посредника и происходит в одном направлении. Исходной точкой для начала считывания наследственной информации служит один из разделительных триплетов — УГА, УАА и УАГ, которые не определяют включения какой бы то ни было аминокислоты, но зато ограничивают участки РНК-посредника, которые определяют синтез разных полипептидных цепей.

Отсчет нуклеотидов, образующих триплеты, которые определяют включение аминокислот в полипептидные цепи белков, начинается с нуклеотида, расположенного рядом с разделительным триплетом, и затем продолжается непрерывно в одном направлении до нового разделительного триплета, на котором заканчивается синтез данной полипептидной цепи и после которого начинается считывание информации для синтеза другой полипептидной цепи.

Такой характер считывания наследственной информации оказывает существенное влияние на фенотипическое проявление различных мутаций, связанных с изменением строения молекул ДНК.

Эти изменения ДНК можно разделить на три основные группы: 1) мутации, связанные с заменой одного азотистого основания другим (если при этом происходит замещение одного пурина другим или одного пириимицина другим, то такие замещения называются транзициями, а если происходит замещение пурина пириимицином или пириимицина пурином, то такие замещения называются трансверсиями; при этом, если речь идет о двухцепочной ДНК, то нужно иметь в виду замещение пар оснований); 2) мутации, связанные с выпадением или вставкой азотистого основания (пары азотистых оснований, если иметь в виду двухцепочечную ДНК); 3) выпадение или вставка более или менее длинного участка молекул ДНК.

Типы мутаций и механизм действия мутагенов. В случае мутаций первой группы в РНК-посреднике изменяется только один триплет, а в белке-ферменте, возникающем под влиянием такой измененной молекулы РНК-посредника,— только одна аминокислота, соответствующая этому измененному триплету. Вследствие этого свойства такого белка-фермента обычно изменяются сравнительно незначительно: несколько ослабляются его ферментативные свойства. А если ферментативные свойства исчезают, то общее строение молекулы белка и ее иммунологические свойства сохраняются. В результате ауксотрофные мутанты грибов и бактерий, возникающие таким путем, всегда сохраняют способность к образованию белка, иммунологически сходного с исходным белком-ферментом, и являются *CRm^f* мутантами.

Иначе обстоит дело в случае мутаций второй группы, так как выпадение или вставка одного азотистого основания изменяет состав не только того триплета, в состав которого он непосредственно

входит. Происходит изменение и всех триплетов, расположенных за местом выпадения (или вставки), в сторону, противоположную тому концу, с которого начинается процесс считывания наследственной информации, так как смещение считывания на одно азотистое основание изменяет состав азотистых оснований во всех этих триплетах. В связи с этим происходит и резкое изменение строения белка, образующегося под влиянием такой РНК-посредника, так как измененные триплеты вызывают включение в него совсем других аминокислот.

Глубина изменения белка-фермента во многом зависит от того, в каком участке молекулы модельной ДНК происходит выпадение или вставка азотистого основания. Если выпадение (или вставка) происходит вблизи конца молекулы ДНК, противоположного тому, с которого начинается считывание информации, то изменения молекулы белка-фермента не очень велики, так как изменяются только те аминокислоты, включение которых зависит от триплетов, расположенных между местом выпадения (или вставки) и ближайшим концом молекулы ДНК. Такие белки, как правило, сохраняют имmunологические свойства, а иногда даже в какой-то мере и ферментативные.

Если выпадение (или вставка) происходит вблизи того конца молекулы ДНК, с которого начинается считывание наследственной информации, то изменение строения белка-фермента оказывается очень сильным, так как изменяются все аминокислоты, включение которых определяется триплетами между местом выпадения (или вставки) и отдаленным концом молекулы ДНК. Такие белки, как правило, полностью утрачивают как иммунологические, так и ферментативные свойства. Мутанты, возникающие таким путем, как правило, являются *CRm*⁻ мутантами.

И, наконец, *мутации третьей группы*, если выпавший участок достаточно большой, приводят к очень резкому изменению белка-фермента, образующегося под влиянием этой молекулы ДНК, и полной утрате им ферментативных и иммунологических свойств независимо от того, в каком месте молекулы ДНК происходит это выпадение. Ауксотрофные мутанты, заключающие такого рода мутации, всегда являются *CRm*⁻ мутантами.

Совершенно особое место занимают мутации, приводящие к образованию новых разделительных триплетов. В этом случае РНК-посредник разделяется на две независимые функциональные единицы, расположенные справа и слева от нового разделительного триплета и определяющие синтез двух разных полипептидных цепей.

Весьма вероятно, что именно такие мутации послужили причиной возникновения резких различий в размерах молекул белков-ферментов, определяющих одни и те же химические реакции, которые были обнаружены при биохимическом изучении далеких видов и родов.

При изучении природы точковых мутаций на молекулярном уровне установлено, что все они обусловлены такими изменениями

в составе азотистых оснований ДНК гена (замена пары азотистых оснований, выпадение или вставка отдельных пар азотистых оснований, выпадение или вставка нескольких пар азотистых оснований), которые устойчиво сохраняются при репликации ДНК и благодаря этому приобретают наследственный характер.

Такие изменения в составе азотистых оснований ДНК могут возникать первоначально под влиянием различных причин (случайные ошибки при репликации ДНК, изменение азотистых оснований, уже входящих в цепь ДНК под влиянием случайных причин при спонтанных мутациях и ошибки репликации и изменение азотистых оснований, уже включенных в цепь ДНК, под влиянием мутагенов при индуцированном мутагенезе), но эти изменения дают начало мутациям только в тех случаях, когда они приобретают способность устойчиво сохраняться при репликации ДНК, что происходит далеко не всегда.

Дело в том, что двойная спираль ДНК состоит из двух комплементарных нитей и эта избыточность информации является материальной основой для значительного повышения стабильности наследственной информации. Это повышение устойчивости наследственной информации достигается за счет выявления ошибок и устранения их. При повреждении какого-то участка одной полинуклеотидной цепи ДНК ошибки выявляются и устраняются за счет неповрежденной цепи ДНК. Такое выявление и устранение повреждений ДНК осуществляют ряд ферментов, которые непрерывно обследуют цепи ДНК, выявляют повреждения и устраняют их.

Предполагается, что эту задачу решает совокупное действие трех ферментов, один из которых выявляет поврежденные участки ДНК и вырезает их, другой фермент заполняет образовавшийся пробел за счет неповрежденной информации, сохранившейся в неповрежденной цепи ДНК (путем внеочередной репликации соответствующего участка этой цепи), а третий — соединяет образовавшийся таким образом участок поврежденной цепи ДНК (замещающий вырезанный и удаленный участок) с сохранившимися участками этой цепи и восстанавливает, таким образом, целостность этой цепи и всей двухцепочечной ДНК.

Опыты, проведенные с различными микроорганизмами, показали, что существует две разновидности всех этих трех ферментов — световая и темновая.

Световая разновидность активно действует и осуществляет репарацию поврежденной ДНК только на свету, в то время как темновая разновидность функционирует и осуществляет репарацию повреждений ДНК в темноте.

У некоторых микроорганизмов получены мутанты с повышенной устойчивостью к летальному действию ультрафиолетовых лучей (для которого обнаружена репарация, аналогичная репарации повреждений ДНК, вызывающих мутации), что говорит о том, что способность к репарации находится под контролем наследственных факторов. Больше того, при изучении ряда таких мутантов с повы-

шенной устойчивостью к ультрафиолетовым лучам установлено, что у одних из этих мутантов их повышенная устойчивость зависит от наличия у них мощной световой репарирующей системы, в то время как у других мутантов их повышенная устойчивость зависела от наличия у них сильной темновой репарирующей системы.

Особо следует остановиться на возвратных мутациях (реверсиях). Как уже было сказано выше, прямые мутации бывают CRm^+ и CRm^- , причем некоторые CRm^+ -мутации только несколько меняют фенотипическое (ферментативное) действие исходного гена, так называемые *миссенс-мутации* (мутации с измененным смыслом), в то время как другие CRm^+ -мутации совсем лишены ферментативного действия, характерного для исходного гена, так называемые *нонсенс-мутации* (бессмысленные мутации), а все CRm^- -мутации являются *нонсенс-мутациями*.

Настоящие возвратные мутации приводят к полному восстановлению ферментативных свойств исходного гена, обусловленного тем, что изменение строения ДНК, от которых зависело появление первичной мутации (замещение пар оснований, вставка или удаление пары оснований), у них исправлены. Но кроме настоящих возвратных мутаций известны также и такие «возвратные мутации», при которых ферментативные свойства полностью восстанавливаются, а строение ДНК гена остается измененным. Мутации, обусловливающие такое восстановление ферментативных свойств без восстановления строения ДНК измененного гена, называются *супрессорными мутациями*. Существует два класса супрессорных мутаций: прямые внутригенные и непрямые внегенные, механизм действия которых совершенно различен.

При *прямых внутригенных супрессорных мутациях* повреждение ДНК, вызванное первичной мутацией, остается неисправленным, но возникают вторичные изменения ДНК, которые полностью или почти полностью восстанавливают ферментативные свойства того белка, синтез которого контролирует этот ген. Для первичных мутаций, обусловленных замещением пары азотистых оснований, это может быть такое замещение одной из соседних пар оснований, которое приводит к появлению триплета, который контролирует включение в белок той же самой аминокислоты, включение которой контролировал исходный триплет (один из триплетов, контролирующих включение одной и той же аминокислоты, или включают такую аминокислоту, которая не нарушает ферментативных свойств этого белка), а также в результате нового замещения пары азотистых оснований в другом участке ДНК, что приводит к образованию триплета, контролирующего включение в белок такой аминокислоты, которая восстанавливает его ферментативные свойства, несмотря на сохранение повреждения ДНК, обусловленного первичной мутацией.

Для первичных мутаций, обусловленных вставкой или удалением пары азотистых оснований, прямые возвратные супрессоры вызывают новую вставку или удаление одной из двух пар азотистых оснований в непосредственной близости от повреждений, вы-

званных первичной мутацией, что приводит к тому, что считывание наследственной информации вне маленькой зоны ДНК, занятой первичной и супрессорной мутацией, становится правильным, и белок, синтез которого контролирует такая ДНК, заключающая два дефекта, взаимно уравновешивающие друг друга, снова приобретает свои первоначальные ферментативные свойства.

При *непрямых внегенных супрессорных мутациях* супрессорная мутация происходит не в том гене, в котором происходит первичная мутация, а совсем в другом гене, и повреждение, вызываемое первичной мутацией, не исправляется, а обходится. Этот обход осуществляется обычно на уровне белков-ферментов, путем увеличения количества или повышения активности (за счет соответствующих изменений ДНК тех генов, которые контролируют образование этих белков), тех белков-ферментов, с которыми взаимодействует тот белок-фермент, синтез которого нарушен первичной мутацией.

Эти достижения молекулярной генетики позволили значительно лучше понять механизм действия различных мутагенов и некоторые своеобразные особенности мутантов, возникающие под их воздействием. Обнаружена высокая специфичность действия некоторых мутагенов, заключающаяся в способности вызывать, преимущественно или исключительно, только одну из трех групп мутаций, рассмотренных выше. Так, X -лучи и горчичный газ вызывают преимущественно выпадения как участков хромосом, заключающих многие гены, так и отдельных участков ДНК внутри гена, и такие мутанты полностью лишены способности к возвратным мутациям.

Азотистая кислота, как указывалось ранее, вызывает мутации, связанные с замещением в молекуле ДНК одних азотистых оснований другими. Такие мутанты сравнительно часто дают возвратные мутации к исходным формам.

Некоторые алкилирующие вещества, производные акридина, вызывают в основном мутации, связанные с выпадением или вставкой одной пары нуклеотидов. Мутанты этого типа более устойчивы, чем вызываемые азотистой кислотой, но все же способны давать возвратные мутации к исходным формам.

В настоящее время установлено, что с ДНК хромосом, кроме молекул информационной РНК, по которым транслируются молекулы различных белков, транскрибируются также молекулы ряда других РНК, которые не служат моделями для трансляции белков. Это рибосомная РНК, которая входит в состав рибосом, и ряд транспортных РНК, которые, соединяясь с различными аминокислотами, активируют их и, благодаря этому, обеспечивают включение их в соответствующие участки молекул белков, транслируемых по моделям соответствующих им молекул информационной РНК. Так как для обеспечения нормального биосинтеза клетки нуждаются в больших количествах молекул таких РНК, то в процессе эволюции для каждой из таких РНК в хромосомах образовался один, а ряд генов, контролирующих синтез их, что и обеспечи-

вает образование молекул РНК в достаточно больших количествах.

В связи с тем, что относительная молекулярная масса транспортных РНК невелика (около 18 000), у ряда транспортных РНК при помощи выделения индивидуальных транспортных РНК, контролируемого гидролиза их и разделения полученных фрагментов установлена первичная структура этих транспортных РНК (состав и количество различных остатков мононуклеотидов) и их взаимное расположение.

Индийский ученый Гобинда Кхорано умело и плодотворно использовал эту расшифровку химического строения транспортных РНК для синтеза гена, контролирующего транскрипцию одной из транспортных РНК. Для этой цели он воспользовался одной из транспортных РНК аланина, химическое строение которой было уже расшифровано. Основываясь на уже известной связи строения РНК со строением тех ДНК, которые являются исходными моделями для их транскрибирования, он точно определил строение гена (молекулы ДНК), контролирующего синтез этой транспортной РНК аланина. После этого Г. Кхорано химическим путем синтезировал большие фрагменты этой молекулы ДНК и потом при помощи соответствующих ферментов (лигаз) начал соединять их друг с другом. Это была очень сложная и трудоемкая работа, которая заняла у Г. Кхорано и работавшего под его руководством большого коллектива биохимиков и химиков-органиков около 5 лет. Но в конце концов была получена структурная часть молекулы ДНК гена, контролирующей синтез молекул соответствующей транспортной РНК аланина, которая и была получена при ее помощи. Г. Кхорано ввел такую синтетически полученную РНК в бесклеточную систему и показал, что она действительно работает в такой системе в качестве транспортной РНК аланина. Таким образом впервые был осуществлен синтез одного из генов.

В настоящее время в ряде лабораторий интенсивно проводятся исследования, направленные на получение некоторых других генов при помощи методики, аналогичной той, которая была использована Г. Кхорано. Таким образом, в настоящее время «центральная догма» современной биологии, сформулированная Ф. Криком как положение о том, что ДНК — основной носитель наследственной информации, а РНК и белки только получают информацию от ДНК, но неспособны сами передавать наследственную информацию на ДНК, получила очень убедительное экспериментальное подтверждение. Но вместе с тем имеются и новые данные, находящиеся в противоречии с центральной догмой и требующие внесения в нее существенных коррективов. Эти данные говорят о том, что при определенных условиях информационная РНК может выступать в качестве модели для вновь синтезируемой ДНК и передавать ей свою наследственную информацию, определяя порядок взаимного расположения остатков различных мононуклеотидов в этой ДНК. Возможность такой передачи наследственной информации с РНК на ДНК в виде теоретического предположения

была сформулирована Г. Стентом в 1958 г. почти одновременно с созданием Ф. Криком его «центральной догмы» биологии. Экспериментально обосновать это предположение (в 1960—1963 гг.) пытались С. М. Гершензон и его сотрудники на вирусе ядерного полиэдроза тутового шелкопряда и Г. Темин на некоторых опухолевых вирусах. Но результаты опытов оказались недостаточно убедительными и были отвергнуты большинством исследователей как противоречащие «центральной догме» Крика.

Однако позднее Г. Темин и его сотрудники, продолжая свои исследования у ряда онкогенных вирусов, обнаружили ферменты, контролирующие синтез ДНК по модели РНК и включение такой ДНК в геном клетки-хозяина. Затем рядом исследователей синтез ДНК по модели РНК был обнаружен не только у вирусов, но и у некоторых более высокоорганизованных объектов. Благодаря этому в 1970—1971 гг. вопрос о существовании передачи наследственной информации с РНК на ДНК был однозначно решен в положительном смысле и это решение получило всеобщее признание. Больше того, сам автор «центральной догмы» Ф. Крик в одной из своих последних работ писал, что обнаружение способности РНК передавать свою наследственную информацию ДНК совсем не опровергает основного положения о направленности течения потока генетической информации (от ДНК к РНК и потом к белку), а только дополняет его.

ГЛАВА 17

ГЕНЕТИКА И ОНТОГЕНЕЗ

Изучение генетических закономерностей индивидуального развития относится к одному из самых трудных разделов экспериментальной генетики и только в самые последние годы в этой области получены первые существенные результаты.

Предложенная А. Вейсманом «теория неравнонаследственного деления» как основы индивидуального развития многоклеточных организмов, имела умозрительный характер и при экспериментальной проверке оказалась явно не соответствующей реальной действительности. Вместо наследственной неполноценности специализированных соматических клеток и неспособности их дать начало новому полноценному организму, что было одним из краеугольных положений «теории» Вейсмана, выяснилось, что по крайней мере некоторые специализированные клетки наследственно полноценные и вполне способны при подходящих внешних условиях давать начало новому организму и новому циклу развития. В связи с этим в экспериментальной генетике всеобщее признание получило положение о том, что в процессе индивидуального развития все клетки полностью сохраняют наследственную информацию и что специализация их зависит от того, что они по различным причинам оказываются способными реализовать только незначительную часть этой наследственной информации.

Выяснение причин, закономерно определяющих реализацию одной части наследственной информации и инактивацию другой (в процессе индивидуального развития при формировании специализированных клеток и тканей), оказалось связанным с рядом существенных трудностей. Накопление фактических данных и частичных обобщений и выводов в этой области происходило очень медленно. В связи с этим между генетикой, с одной стороны, и механикой развития и биологией развития, с другой, образовался резкий разрыв. Этот разрыв частично заполнился только в самые последние годы благодаря успехам, достигнутым молекулярной генетикой. Но все же и в настоящее время многие очень важные закономерности онтогенеза в генетическом плане остаются недостаточно выясненными.

Фактический материал, накопленный в современной генетике и связанный с закономерностями онтогенеза, группируется следующим образом: 1) значение генов в регуляции биосинтеза и онтогенетические особенности его; 2) регуляция активности генов; 3) возрастные изменения клеточных структур, связанные с изменением активности отдельных генов; 4) генетические основы формирования морфологических признаков; 5) влияние трансплантаций на формирование морфологических признаков и свойств.

Онтогенез бактериофага T2. Изменения основных особенностей обмена веществ выступают тем нагляднее, чем проще и примитивнее сам обмен веществ. Поэтому для наглядной демонстрации этого вопроса удобнее начать с рассмотрения изменений основных особенностей биосинтеза на разных ступенях онтогенеза бактериофага T2.

После проникновения ДНК бактериофага в инфицированную клетку бактерии-хозяина ДНК фага сразу же начинает моделировать образование фагоспецифичной РНК, которая затем функционирует в качестве модели для образования так называемых ранних белков-ферментов фага. Эти ферменты уже в течение первых 5—6 мин вызывают разрушение ДНК бактерии, извращают обмен веществ зараженной клетки и вызывают образование специфических ростовых веществ, необходимых для синтеза молекул ДНК и поздних белков бактериофага. Примерно через 6 мин после заражения, когда количество ростовых веществ, необходимых для синтеза ДНК и поздних белков фага, становится достаточно большим, ДНК фага начинает моделировать репликацию новых молекул РНК-посредника, которые определяют синтез белков-ферментов, необходимых для размножения ДНК фага и для синтеза белков оболочки фага. На заключительном этапе онтогенеза бактериофага (когда происходит образование новых частиц фага, лизис бактерий и выделение частиц фага во внешнюю среду) всякая активность молекул ДНК и молекул белка оболочек новых частиц прекращается, а бактериофаг переходит в состояние полного анабиоза.

Таким образом, на разных стадиях онтогенеза бактериофага образуются разные формы РНК-посредника, которые определяют

образование различных белков-ферментов, в связи с чем своеобразный обмен веществ бактериофага, заключающийся в извращении биосинтеза бактерии-хозяина, на этих ступенях онтогенеза фага имеет совершенно разный характер.

Есть много оснований считать, что образование различных форм РНК-посредника на разных ступенях онтогенеза зависит от того, что на этих ступенях различные участки ДНК фага разделяются на две одноцепочные нити, которые определяют образование соответствующих им форм РНК-посредника. Но все же это предположение нуждается еще в дополнительной экспериментальной проверке. Неясным остается и вопрос о конкретных причинах, вызывающих разделение на две одноцепочные нити и переход в активное состояние тех или иных участков ДНК бактериофага.

У более высокоорганизованных существ изменение характера биосинтеза на разных ступенях онтогенеза в основном сходно с таковым у бактериофага, но вместе с тем он несравненно более сложен и специализирован.

Если в онтогенезе бактериофага всего три ступени, то у многоклеточных организмов таких ступеней во много раз больше. Кроме того, у них, даже на одной ступени онтогенеза, в клетках, претерпевающих специализацию в различных направлениях, обмен веществ может иметь совершенно различный характер.

В связи с этим изучение специфических особенностей обмена веществ на разных ступенях онтогенеза и расшифровка генетических механизмов, обусловливающих эти изменения, связаны с очень большими трудностями, и исследования в этом направлении все еще имеют фрагментарный характер.

Онтогенез бактерий и эукариотов. Наиболее полные данные о механизмах, вызывающих активность одних и тормозящих деятельность других генов, получены на бактериях. Это связано с тем, что в отличие от бактериофага бактерии имеют уже самостоятельный обмен веществ, а вместе с тем организация их остается очень простой и примитивной. Связь бактерий с внешней средой прямая и непосредственная, и реакция их на изменение внешней среды нередко выражается в прекращении образования одних ферментов и переходе к образованию других белков-ферментов. Так, если в питательной среде есть вещества, которые разрушаются под действием определенных ферментов и превращаются в легко усвояемые вещества, то в бактериях эти ферменты начинают усиленно вырабатываться и происходит индукция синтеза этих ферментов. Но если в питательной среде есть в изобилии вещества, которые бактерии обычно синтезируют, то синтез белков-ферментов, связанных с образованием этих веществ, сильно тормозится или даже совсем прекращается, происходит репрессия синтеза таких белков-ферментов.

У бактерий наряду с индуцируемыми генами, определяющими синтез адаптивных ферментов, образующихся только в присутствии субстратов, на которые эти ферменты воздействуют, имеются гены, определяющие синтез конституционных ферментов. Они всег-

да образуются и присутствуют в клетках бактерий, независимо от того, есть или нет вещества, изменение которых они обусловливают.

У бактерий вместе с тем известны случаи, когда в результате мутационного изменения гены, определявшие образование адаптивных ферментов, становились в высокой мере независимыми от воздействия внешней среды, вследствие чего образующиеся под их контролем ферменты становились конституционными. И, наоборот, гены, определявшие образование конституционных ферментов, становились зависящими от присутствия или отсутствия веществ, на которые воздействуют образуемые ими ферменты, вследствие чего эти ферменты превращались в адаптивные.

Французские ученые Жакоб и Моно (Jacob and Monod, 1961) в результате углубленного изучения генетики и биохимии бактерий установили, что структурные гены (определяющие последовательные ступени синтеза определенных ростовых веществ или такие реакции, совместное осуществление которых необходимо для образования химических веществ, используемых в процессе биосинтеза) у бактерий часто бывают расположены очень близко друг к другу. При добавлении в питательную среду ростовых веществ, синтез которых они определяют, такие гены обычно все сразу прекращают синтез тех белков-ферментов, образование которых они обусловливают.

С другой стороны, гены, определяющие образование белков-ферментов (совместное присутствие которых необходимо для использования определенных сравнительно труднодоступных субстратов), при добавлении в питательную среду таких субстратов все сразу переходят в активное состояние и вызывают образование этих белков-ферментов. В связи с этим Жакоб и Моно пришли к заключению, что реагируют на присутствие в питательной среде соответствующих веществ не сами структурные гены, а особые гены, контролирующие индукцию или репрессию таких структурных генов — *гены-регуляторы* и *гены-операторы*. Такие гены сами не определяют образование ферментов, участвующих в различных реакциях обмена веществ клетки, но зато определяют индукцию или, напротив, репрессию расположенных рядом с ними структурных генов. Так, для биосинтеза триптофана известен целый ряд промежуточных реакций ($A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow E$), зависящих от воздействия белков-ферментов, образование которых в свою очередь определяют соответствующие гены. Существует также особый ген-регулятор *R*, который при наличии в питательной среде достаточного количества триптофана подавляет активность всех генов, участвующих в синтезе триптофана, и прекращает синтез образуемых ими белков-ферментов, а в связи с этим и синтез триптофана.

Есть все основания считать, что такие системы при синтезе многих ростовых веществ возникли не случайно, а благодаря естественному отбору. Действительно, при поступлении из питательной среды достаточного количества определенного ростового вещества

ства (в данном случае триптофана) дальнейший синтез этого ростового вещества становится явно нецелесообразным, как и синтез всех промежуточных веществ, образующихся в процессе биосинтеза этого ростового вещества. Поэтому механизм, обеспечивающий устранение всех этих бесполезных реакций и репрессию генов, деятельность которых становится излишней при поступлении из питательной среды соответствующего ростового вещества, имеет положительное значение, подхватывается и закрепляется естественным отбором.

Однако обнаружить у бактерий гены-регуляторы, контролирующие особенности биосинтеза на различных ступенях онтогенеза, до сих пор не удалось. Да и вообще количество генов-регуляторов у бактерий, по-видимому, сравнительно невелико и значительно меньше количества структурных генов.

У высокоорганизованных многоклеточных организмов количество генов-регуляторов во много раз превосходит количество структурных генов. Вероятно, что поразительная разница в количестве генов у бактерий и высокоорганизованных многоклеточных организмов (около 1000 генов у бактерий и около миллиона генов у человека) в основном связана с увеличением количества генов-регуляторов. Такое резкое увеличение числа генов-регуляторов у многоклеточных организмов связано с большим количеством у них разных типов специализированных клеток и ряда ступеней индивидуального развития клеток в пределах каждого из этих типов специализации, даже не говоря о стадиях индивидуального развития самого многоклеточного организма. Для согласования и четкой регуляции всего этого многообразия различных типов биосинтеза должно существовать очень большое количество различных генов-регуляторов.

Предполагается, что двухцепочная форма молекул ДНК у эукариотов сохраняется благодаря присоединению к молекулам ДНК молекул белков гистонов, которые укрепляют молекулу ДНК и препятствуют расхождению составляющих ее цепочек и переходу всей молекулы ДНК в активное состояние, связанное с синтезом молекул РНК-посредника. Деятельность генов-регуляторов, по-видимому, состоит в контроле за синтезом молекул особых белков-ферментов, которые обладают способностью воздействовать на молекулы ДНК строго определенных структурных генов, отделяя от них молекулы гистонов. После отделения гистонов молекулы ДНК таких структурных генов переходят в активное состояние (индивидуируются) и определяют образование молекул РНК-посредника, которые затем служат моделями для синтеза соответствующих белков-ферментов. В общей форме эта картина не вызывает особых сомнений, но проследить ее во всех деталях чрезвычайно трудно и сделать это у высших многоклеточных организмов до сих пор никому не удалось. Генетики, биохимики и физиологи всего мира продолжают настойчиво работать над разрешением этой крайне трудной задачи, считая ее важнейшей в области изучения закономерностей онтогенеза.

Существенные данные для более ясного понимания действия генов в онтогенезе были получены в результате изучения полос и пуффов у гигантских хромосом.

Поведение пуффов в онтогенезе. В клетках слюнных желез личинок ряда насекомых хромонемы, как сказано выше, подвергаются многократному делению без расхождения дочерних нитей (эндомитоз) и дают начало очень длинным широким лентам, которые известны под названием гигантских хромосом. Эти хромосомы

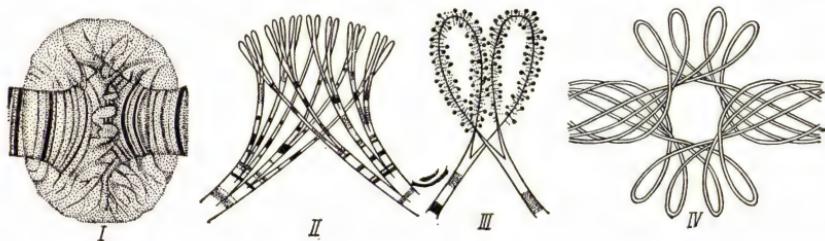


Рис. 122. Схема строения пуффов (по Кикнадзе). I — кольцо Бальбиани при рассмотрении его в световом микроскопе; II — его структура в электронном микроскопе; III — две элементарные фибриллы из области пуффа с гранулами информационной РНК; IV — общая схема строения больших пуффов в политенных хромосомах

состоят из многих сотен соединенных нитей ДНК и их длина в 100—150 раз превышает длину обычных хромосом. Гигантские хромосомы обладают характерной поперечной структурой, образуемой чередованием темных и светлых полос различной ширины. Эти полосы соответствуют многим сотням генов, возникающих в результате поперечного деления одного исходного гена. Внимательное изучение деталей строения гигантских хромосом у личинок разных возрастов показало, что внешний вид полос у них очень резко меняется. В личинках определенного возраста некоторые полосы начинают разрастаться, сильно набухают и образуют в теле хромосомы специфические вздутия — пуфы (рис. 122).

Пуфы возникают в результате активной деятельности генов и состоят из ДНК, РНК и белка. Деятельность большинства пуффов выражается в усиленном синтезе РНК, которая затем отделяется от хромосом. Преобладание скорости синтеза РНК над скоростью отделения РНК от хромосом и приводит к разрастанию пуффов. Но некоторые пуфы наряду с РНК содержат и значительное количество белка.

В различных участках слюнной железы *Chironomus* было обнаружено разрастание разных пуффов, что, по-видимому, связано с выполнением этими участками разных функций и существенными различиями в обмене веществ, который в значительной мере регулируется активностью различных генов, что и приводит к разрастанию соответствующих пуффов.

У личинок разных возрастов обнаружены разрастания различных пуффов; это также связано с различиями биосинтеза на разных стадиях онтогенеза. Так, у личинок *D. melanogaster* в гигантских хромосомах слюнных желез установлено образование свыше 100 пуффов, но далеко не все пуффи функционируют одновременно. На первых фазах развития личинок появляются и быстро разрастаются одни пуффи, в то время как на последующих фазах

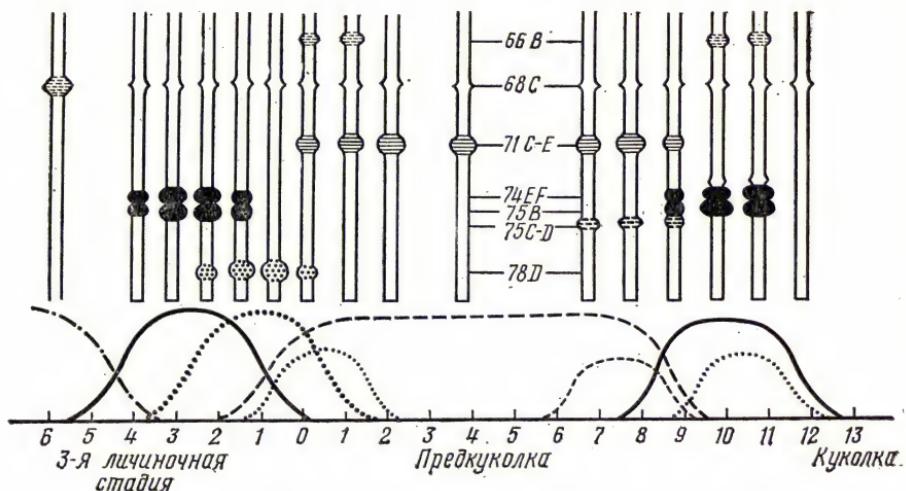


Рис. 123. Схема смены районов, формирующих пуффи в III хромосоме *Drosophila melanogaster* в процессе метаморфоза. По горизонтали — время в часах до и после начала образования куколки (по Кикнадзе)

многие из этих пуффов исчезают, а другие появляются и разрастаются. Только немногие пуффи сохраняются на всех фазах развития личинок. Некоторые наиболее заметные и характерные пуффи и их чередование, появление и исчезновение на последней личиночной стадии и во время метаморфоза у *D. melanogaster* схематически изображены на рисунке 123.

Смена активности различных генов и образования или исчезновения соответствующих пуффов, по-видимому, регулируется генами-операторами и генами-регуляторами, деятельность которых в свою очередь стимулируется поступлением в полость ядра различных химических веществ в связи с изменением биосинтеза, происходящего в цитоплазме.

Некоторые из этих изменений можно вызвать экспериментально путем выделения ядра из клетки слюнной железы одной личинки и перенесения его в цитоплазму, выделенную из личинок другого возраста или из яиц. Например, в одном из опытов ядро из клетки слюнной железы *D. bisksii* было помещено в цитоплазму, выдавленную из яиц *D. melanogaster*. При этом характер пуффов на гигантских хромосомах существенно изменился. Одни пуффи

исчезали, а другие появлялись. Характер этих изменений во многом зависел от возраста яиц, из которых извлекалась цитоплазма. Так, при использовании цитоплазмы из яиц на стадии пребластодермы наблюдались такие видоизменения пuffedов, которых никогда не было при помещении ядер в цитоплазму из яиц на стадии бластодермы или на еще более поздних стадиях развития (рис. 124).

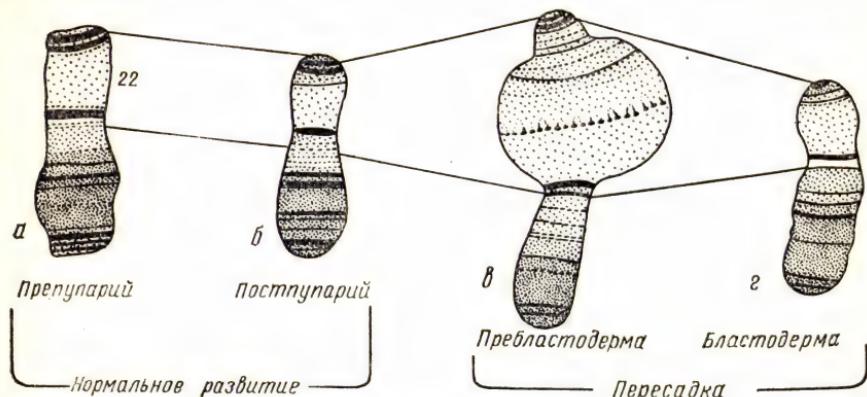


Рис. 124. Характер полос в хромосоме II в период образования куколки у *Drosophila busksii* (по Уоддингтону):

a, б — развитие полос в хромосоме II_R в период образования куколки; *в, г* — результат пересадки ядра из слюнной железы перед образованием куколки в цитоплазму яйца *D. melanogaster* на стадии пребластодермы (*в*) и бластодермы (*г*), стадия через 3 часа после пересадки. Цитоплазма яйца на стадии пребластодермы индуцирует образование сильно выраженного буффа в участке 22

Некоторые исследователи считали, что при образовании пuffedов происходит существенное увеличение не только РНК и белка, но также и ДНК. Но тщательное количественное исследование ДНК в области развивающегося пuffedа, проведенное И. И. Кикнадзе при помощи совершенных современных методов, не подтвердило это предположение и вопрос об усиленной репликации ДНК при образовании пuffedов продолжает оставаться открытым.

Существенные данные о действии генов в онтогенезе дают сведения о времени и месте проявления различных мутаций. Так, у *D. melanogaster* известны мутации, которые вызывают гибель организма на стадии третьего личиночного возраста. Это определенно показывает, что действие таких генов осуществляется не позже, чем в третьем личиночном возрасте, но мало что говорит о том, когда начинается их действие, так как начальный момент его для некоторых из них может относиться к значительно более ранним этапам индивидуального развития, а гибель личинок может быть очень отдаленным следствием первичного действия генов. Таким образом, фенотипическое проявление летальных и других мутаций очень определено показывает наиболее поздний

возможный срок действия соответствующих генов, но не время начала действия этих генов.

Гены с локальным действием. Значительные различия между генами проявляются также и по месту их действия. Наряду с генами, активно действующими практически во всех клетках организма, есть и гены, действующие только в немногих узкоспециализированных клетках. Например, ген карликовости (*dwarf*) у мышей проявляет свое действие только в эозинофильных клетках передней доли гипофиза. Но в результате видоизменения этих клеток прекращается образование гормона роста и гонадотропного гормона; гомозиготные мыши оказываются карликами и имеют недоразвитые гонады.

Особенно важные данные получены в опытах, связанных с пересадками отдельных клеток и тканей от одного организма к другому и, в частности, при пересадках имагинальных дисков у личинок *D. melanogaster*. Эта муха, как и многие другие насекомые, развивается путем полного метаморфоза. На стадии куколки у нее происходит растворение почти всех внутренних органов и тканей и сохраняются только нервная система и так называемые имагинальные диски, из которых формируются все органы и ткани полово-зрелой особи (имаго). У личинок при помощи микропипетки можно выделять эти диски и пересаживать их другим личинкам в другие части их тела, где эти диски после окончания метаморфоза дают начало соответствующим органам, расположение которых может быть очень аномальным. Так, при пересадке имагинальных дисков, определяющих развитие глаз, в брюшную часть тела другой личинки — у взрослой мухи, возникающей из этой личинки после окончания метаморфоза, на брюшке развиваются из пересаженных дисков дополнительные глаза.

Эфруssi и Бидл (Ephrussi, 1942; Beadle, 1937) производили *пересадку дисков у личинок определенного генетического состава* и получили очень интересные результаты.

При пересадке имагинальных дисков глаз от личинок дикого типа, имеющих красные глаза, к личинкам, гомозиготным по гену *white* (*w*), с белыми глазами и наоборот дополнительные глаза имели окраску, своюственную донору, и не влияли на окраску основных глаз реципиента (рис. 125, I, II). Значит, ген *w* и ген дикого типа в своем действии не зависят от поступления каких-то веществ (гормонов) извне и вместе с тем они сами не выделяют таких веществ.

При пересадке дисков глаз от личинок с глазами дикого типа к личинкам с генотипом *vermillion* (*v*), имеющим ярко-красные глаза, или к личинкам с генотипом *cinnabar* (*cn*), с киноварными глазами, дополнительные глаза сохраняли окраску глаз донора (красную), но не изменяли окраску основных глаз реципиента. При пересадках дисков глаз от личинок *v* или *cn* к личинкам дикого типа дополнительные глаза, образующиеся из пересаженных дисков, имели красный цвет, свойственный дикому типу (III, IV).

Результаты этой серии пересадок говорят о том, что ткани тела личинок дикого типа образуют вещества типа гормонов, которые проникают в пересаженные диски, компенсируют имеющийся у них дефект, вызванный мутацией, и обусловливают образование красной окраски глаз. Но количество этого гено-гормона, выделяемое пересаженным диском дикого типа, недостаточно для того, чтобы достигнуть основных глаз реципиента, компенсировать их

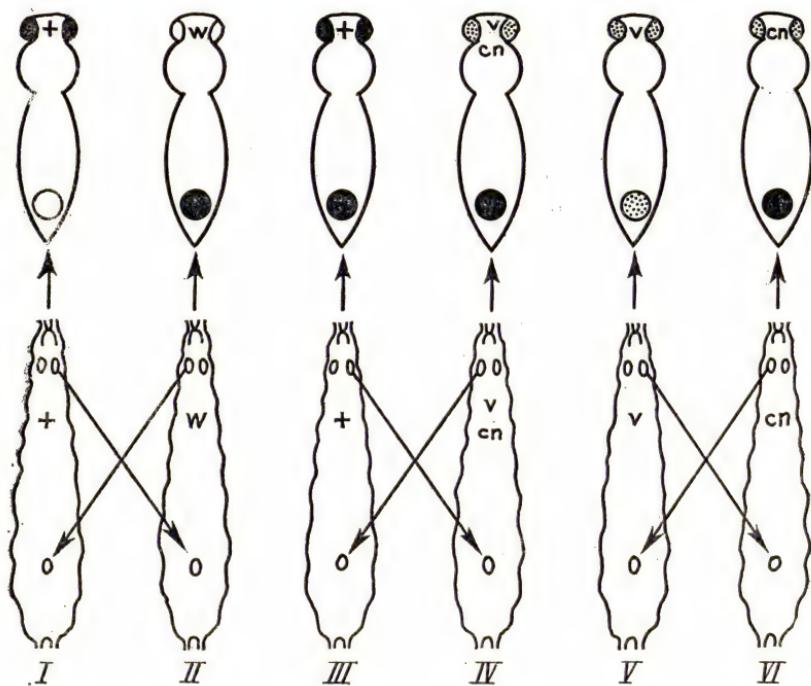


Рис. 125. Пересадка имагинальных дисков с разным генотипом у личинок *Drosophila melanogaster* (по Эффусси). I, II — независимая окраска у трансплантантов; III, IV — изменение окраски глаз реципиента; V, VI — появление окраски дикого типа пересаженных глаз у одного из трансплантантов

Окраска глаз у имаго: «+» — дикий тип, W — белые глаза (white), У — ярко-красные глаза (vermillion), cn — киноварные глаза (cinnabar)

генетический дефект и обусловить образование красной окраски.

И, наконец, в случае пересадок дисков глаз от личинок *vermillion* к личинкам *cinnabar* образующиеся из пересаженных дисков дополнительные глаза имели красный цвет, а основные сохраняли нормальную окраску реципиента, в то время как при пересадке в обратном направлении дополнительные глаза имели окраску глаз донора, а основные глаза — реципиента.

Результаты этих опытов показывают, что клетки тела личинок с генотипом *cn* выделяют гено-гормон, который проникает в пере-

саженный диск *v* (дефект его связан именно с отсутствием этого гено-гормона), устраниет этот дефект и обуславливает образование красной окраски, в то время как клетки тела личинок *v* не выделяют аналогичного гормона, а количество гено-гормона, выделяемого пересаженным диском *sp*, слишком мало, чтобы достичь основных глаз реципиента и обеспечить образование красной окраски.

При биохимическом изучении этих гено-гормонов ЭфруSSI и Бидл показали, что они относятся к полипептидам.

Таким образом, эти опыты говорят о том, что белки-ферменты, образующиеся под контролем гена дикого типа и гена *sp*, имеют характер гено-гормонов и могут переходить из одних клеток в другие, в то время как белок-фермент, образующийся под контролем гена *v*, не обладает такой способностью. По-видимому, клетки дикого типа образуют два типа белков-ферментов, которые можно обозначить как ϕ^{sp} и ϕ^v ; оба необходимы для образования красной окраски глаз, в то время как клетки *sp* образуют только ϕ^{sp} , а клетки *v* только ϕ^v .

Исследования ЭфруSSI и Бидла показали еще одну очень своеобразную сторону генов — их способность контролировать синтез гено-гормонов, которые могут свободно циркулировать между различными клетками, обеспечивая взаимодействие белков-ферментов, активная деятельность которых развертывается в совершенно различных клетках многоклеточного организма.

Вместе с тем существование гено-гормонов хорошо объясняет многие случаи влияния генотипа донора на фенотип реципиента при прививках у растений и животных, раньше остававшиеся малоизвестными. В частности, переход гено-гормонов из подвоя в привой и обратно вполне может быть причиной влияния подвоя на привой, которое было обнаружено И. В. Мичуриным и рядом других исследователей. Стойкое сохранение признаков и свойств, возникающих в результате такого влияния, при последующем вегетативном размножении может зависеть от возникновения необратимых изменений в клетках конуса роста, происходящих под воздействием гено-гормонов из подвоя.

Молекулярные основы процесса старения и генетическая картина онтогенеза. Давно известно, что у старых организмов активность и жизнеспособность клеток резко понижены, что и является главной причиной старческого дряхления и естественной смерти. Сцилард (Szilard, 1959) первым высказал предположение, что пониженная жизнеспособность клеток в старости вызывается накоплением ошибок при репродукции молекул нукleinовой кислоты и образованием под контролем таких дефективных молекул молекул белков-ферментов, имеющих неправильное строение и неспособных к нормальному осуществлению своих ферментативных функций.

Позднее ряд генетиков (Г. Д. Бердышев, Л. Хейфлик, Д. Сайдерс и др.) предложили несколько иную трактовку этого вопроса. Они высказали предположение, что смерть клеток, сопровождаю-

щаяся отмиранием тканей, является нормальным запрограммированным событием в развитии многоклеточных животных и что старение и естественная смерть клеток заранее запрограммированы и определяются теми же механизмами, от которых зависит продолжительность жизни всего организма. При этом принимается, что старение животного происходит в результате накопления ошибок в генетической программе, направляющей процессы развития клеток. С течением времени в ДНК делящихся клеток собирается все больше и больше ошибок, хотя система, управляющая воспроизведением ДНК, работает очень точно, но точность эта не абсолютна.

В настоящее время молекулярная генетика рисует такую *картуонту онтогенеза*. Зигота, возникающая в результате слияния мужской и женской гамет, получает от них два гаплоидных набора хромосом с заключенными в них молекулами ДНК, находящимися в неактивном, двухцепочечном состоянии.

Затем некоторые из молекул ДНК переходят в одноцепочечное состояние и определяют синтез соответствующих им молекул РНК-посредника и белков-ферментов, активных в самом начале онтогенеза. Но большинство молекул ДНК, связанные с молекулами гистонов, сохраняют свое двухцепочечное строение и остаются в пассивном состоянии.

В начале специализации некоторые клетки получают сигналы, стимулирующие активность определенных генов-регуляторов, которые контролируют синтез белков, действующих на соответствующие молекулы ДНК. Это приводит к отделению от них гистонов и вызывает переход их в одноцепочечную форму с образованием РНК-посредника и белков-ферментов, определяющих изменение биосинтеза в направлении, соответствующем характеру специализации этих клеток.

При различной специализации стимулируется активность разных генов-регуляторов, которые в свою очередь активируют ДНК различных структурных генов. Сигналы приходят из других клеток или возникают в цитоплазме самой клетки в результате изменения обмена веществ или местоположения клетки.

С течением времени происходит накопление ошибок при синтезе молекул ДНК, наступает старческое ослабление и гибель клеток. Все эти особенности онтогенеза сформировались и сохраняются в результате естественного отбора, который обеспечивает характер индивидуального развития и сроки жизни отдельных особей, наиболее благоприятные для успеха в борьбе за существование и процветания вида.

ГЛАВА 18

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ СЕЛЕКЦИИ

Селекция — наука о выведении новых сортов растений и пород животных и об улучшении уже существующих. Ее название происходит от латинского слова *selectio* — отбор и правильно отражает

основную особенность селекции; различные формы отбора являются главной основой деятельности всех селекционеров.

Выделению селекции как самостоятельной науки предшествовала практическая селекция, в течение длительного времени производившаяся чисто эмпирическим путем, а вначале даже совершенно бессознательно.

Искусственный отбор. Селекция как наука создана трудами Чарльза Дарвина (1809—1882), который произвел тщательный анализ деятельности селекционеров и на основании этого анализа создал учение об искусственном отборе. Книга Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь» была опубликована 24 ноября 1859 г., и эту дату следует считать временем появления селекции как науки, так как учение об искусственном отборе в развернутой форме впервые было изложено именно в этом труде Дарвина.

Еще более подробно и обстоятельно учение об искусственном отборе изложено в монографии «Изменчивость животных и растений в состоянии одомашнивания», опубликованной Ч. Дарвином в 1868 г.

Дарвин выделил три формы отбора, имеющих место у культурных растений и домашних животных: методический отбор, бессознательный отбор и естественный отбор.

Естественный отбор создал те формы растений и животных, которые затем были введены человеком в культуру и подвергнуты одомашниванию, и продолжал и продолжает действовать на них и после их одомашнивания человеком. Это воздействие естественного отбора происходит помимо воли и желания человека, вызывая изменения, связанные с приспособлением к новым условиям, которые созданы человеком в процессе одомашнивания. Многие особенности сортов растений и пород животных, нередко совсем нежелательные для человека, созданы таким воздействием естественного отбора.

Бессознательный отбор производился человеком давно и выражался в сохранении на племя лучших экземпляров и уничтожении (употребление в пищу) худших без сознательного намерения вывести улучшенную породу. Многие особенности домашних животных созданы в результате такого бессознательного отбора, проводившегося в течение десятков тысячелетий.

Методический отбор отличается от бессознательного прежде всего тем, что человек сознательно и систематически стремится к изменению породы (сорта) в сторону известного и заранее установленного идеала.

В глубокой древности, а в настоящее время у экономически отсталых народностей методический отбор имел и имеет сравнительно примитивную форму, но уже в Древнем Риме он приобрел довольно сложный и совершенный характер. В средние века в Испании, Франции, Англии, Китае, у коренного населения Америки

и в ряде других стран методический отбор широко применялся в сравнительно сложных и совершенных формах.

Наиболее широкое распространение и совершенную форму методический отбор получил после проникновения капиталистических отношений в сельское хозяйство сначала в Голландии, а затем в Англии и в некоторых других странах Западной Европы. В этих странах были широко распространены сельскохозяйственные выставки, на которых лучшие представители пород и сортов получали ценные призы и золотые медали. Выведение новых пород и сортов стало очень выгодным делом, проводилось в широких масштабах многими заводами и фирмами и приняло промышленный характер.

В результате за сравнительно короткий срок (менее 100 лет) были достигнуты выдающиеся успехи в деле улучшения культурных растений и животных и новые породы, выведенные в Англии, не только значительно увеличили производительность сельского хозяйства, но и пользовались широким спросом на международном рынке, вывозились во многие страны и приносили большие прибыли английским селекционерам и заводчикам.

В этот период значительные успехи были достигнуты и селекционерами других стран: во Франции Добантон вывел новую породу тонкорунных овец, а Вильмореном была повышена сахаристость сортов сахарной свеклы, в Бельгии Ван-Монс вывел большое количество новых сортов груши, а в России А. Т. Болотов — новые сорта яблони.

Однако селекция как наука еще не существовала. Приемы и методы селекции, разработанные отдельными селекционерами, как правило, не публиковались, а рассматривались как личные секреты и передавались от отцов к детям в семьях, где селекционная работа была семейной традицией, а в селекционных фирмах — от одного компаньона к другому. В это время селекция имела скорее характер ремесла или искусства. Дарвин тщательно собрал все разрозненные и отрывочные материалы о методах и достижениях отдельных селекционеров, имевшиеся в печати, установил личный и письменный контакт со многими селекционерами как в Англии, так и за границей, дополнил все это личными опытами и наблюдениями и в результате создал целостную теорию селекции — учение об искусственном отборе. Монографии Дарвина получили многочисленные отклики как в практической деятельности многих селекционеров, так и в публикациях некоторых селекционеров-практиков и теоретиков. Все это и привело к превращению селекции из искусства в науку.

В учении об искусственном отборе Ч. Дарвин доказал, что главная движущая сила селекции — это производимый селекционером отбор наилучших форм. Он выявил условия, обеспечивающие максимальную эффективность искусственного отбора.

Первым условием Дарвин считает правильный выбор исходного материала для селекции, обеспечивающего достаточно высокую пластичность и изменчивость, необходимые для эффективности отбора.

Вторым условием он считает правильную и четкую постановку цели селекции — того идеала, к возможно более полному достижению которого стремится селекционер в процессе своей работы.

Третье условие — проведение селекции в достаточно широких масштабах и возможно более жесткая браковка материала на всех этапах селекции.

Четвертым условием успеха является проведение отбора только по одному основному свойству, а не сразу по многим различным признакам, так как стремление добиться улучшения сразу по многим признакам обычно ведет к отсутствию серьезного улучшения по любому из признаков объектов отбора. (При выполнении этого условия Дарвина важно следить, чтобы не было ухудшения по остальным свойствам и признакам.)

Кроме этих правил, имеющих универсальное значение, Дарвин указывает еще на некоторые селекционные приемы, менее универсального значения. Он отмечает, что довольно часто отбор следует вести на основании не внешних особенностей самих организмов, а качества их потомства и приводит в пример практику заводов скаковых лошадей, где производитель, потомство которого показывает хорошую резвость и получает призы на скачках, ценится в десятки раз дороже, чем самые хорошие скакуны, получающие первые призы на больших соревнованиях.

Ч. Дарвин указывает, что селекция вызывает изменения только тех признаков, которые служат предметом непосредственного отбора и не влияет на все остальные признаки сорта или породы. В качестве примера он приводит изменение строения вегетативных форм первого года развития у различных капуст, корнеплодов у свеклы, коконов у тутового шелкопряда и высокую однородность семенников у капусты и свеклы, половозрелых бабочек — у тутового шелкопряда.

Учение об искусственном отборе послужило главной теоретической основой для практической деятельности целого поколения селекционеров и значительно повысило эффективность их работы. Наиболее яркие представители этого поколения селекционеров: Анри Вильморен во Франции, Римпай (Rimpau, 1891) и Лохов (Lochow, 1901) в Германии, Нильсон (Nilsson, 1901) в Швеции, И. В. Мичурин в России и Бербанк (Burbank) в США. Лохов (Lochow, 1901) в результате многолетнего настойчивого отбора, проводившегося в его имении «Петкус», вывел сорт Петкусская рожь, который в течение долгого времени не имел конкурентов по урожайности не только в Германии, но и во многих других странах.

Вильморен (Vilmorin, 1856), применяя для повышения наследственной изменчивости в широких масштабах в течение многих лет скрещивание разновидностей из различных стран и индивидуальный отбор лучших растений, вывел ряд новых сортов мягкой пшеницы. Они получили широкое распространение во Франции.

Свалефская опытная станция в Швеции была основана в 1886 г. для реализации тех больших возможностей, которые теория Дарвина открывала «по изменению определенного типа расте-

ний в необходимом направлении путем непрерывного отбора». Яльмар Нильсон, руководивший селекционной работой этой станции в первый период ее работы (1890—1924 гг.), основное внимание уделял индивидуальному отбору и стремился к выделению из гетерогенных популяций лучших растений. Он писал: «...единственной правильной отправной точкой для закрепления найденных форм является отдельное растение; и более того, правильной единицей для использования в работе этого рода является живое и цельное растение, а не, как считали раньше, отдельное зерно или семя»¹. В этот период Свалефской станцией были получены новые сорта овса и озимой пшеницы, обладавшие значительно повышенной урожайностью и получившие широкое распространение не только в Швеции, но и в ряде других стран.

Для крупнейшего селекционера США Лютера Бербанка (Berbank, 1849—1926) учение Ч. Дарвина об искусственном отборе послужило решающим толчком для начала работ в области селекции растений и в дальнейшем в течение всей жизни и научной деятельности служило главной теоретической основой всех его селекционных работ. В автобиографии Л. Бербанк писал: «Однако неизвестно, взялся ли бы я в то время за приложение своих знаний в этой области на практике, если бы не энтузиазм, который охватил меня при чтении необыкновенной книги Дарвина «Прирученные животные и возделываемые растения». Этот труд был, как известно, впервые опубликован в 1868 г. В мои руки книга попала спустя, приблизительно, год после ее издания. До меня ее содержание дошло как призыв, который возбудил мое воображение, дал мне более глубокое понимание жизни растения. Меня охватило настойчивое желание взяться за дело, выйти в поле и найти ответ на проблемы, которые были указаны в книге... С этого часа мир растений словно послал мне вызов испытать их способности, изучить характерные черты, создать новые свойства, новые идеалы, вывести растения в соответствии с поставленными задачами. Таким образом, благодаря произведению Дарвина мои идеи окончательно выкристаллизовались»².

Основным способом селекции, применявшимся Бербанком, был посев семян исходных форм, выращивание большого количества сеянцев, тщательное изучение их с целью выделения растений, обладающих желательными признаками, жесткая браковка и безжалостное уничтожение всего забракованного материала. Бербанк практиковал искусственные скрещивания как близких, так и далеких форм с целью сочетания желательных признаков исходных форм и повышения наследственной изменчивости гибридов.

Таким путем Бербанку удалось добиться больших успехов в деле выведения сортов и создать много новых ценных сортов различных культурных растений, получивших широкую известность и поль-

¹ Нильсон Я. В сб.: «Свалефская селекционная станция», М., Ингиз, 1955, с. 49.

² Бербанк Л. Изб. соч. М., Ингиз, 1955, с. 29.

зовавшихся большим спросом: ранний картофель Бербанка, сливы без косточек, кактус без колючек, ежевику без шипов, душистую каллу и много других не таких эффективных, но не менее ценных сортов культурных растений. Широкое внедрение сортов, выведенных Бербанком, в производственные посевы значительно повысило эффективность и доходность сельского хозяйства США.

Крупнейший русский селекционер Иван Владимирович Мичурин (1855—1935) специализировался в области селекции плодовых растений и ягодников. И на его деятельность учение Ч. Дарвина об искусственном отборе также оказало очень сильное влияние. Но, в отличие от Бербанка, Мичурин стремился к возможно болееному выявлению всех положительных свойств гибридных сеянцев путем воспитания, заключавшегося в создании на ранних ступенях индивидуального развития условий наиболее благоприятных для выявления и закрепления этих свойств.

При разработке приемов воспитания гибридных сеянцев И. В. Мичурин исходил из предложенной Ч. Дарвином гипотезы о стадийности развития живых организмов. Согласно этой гипотезе, в онтогенезе есть критические переломные моменты развития (стадии), на которых происходит формирование признаков и свойств, обеспечивающих совершенную адаптацию к новым условиям существования (гусеница — бабочка, головастик — лягушка, зародыш в семени — молодой сеянец — плодоносящее дерево и т. д.). И. В. Мичурин считал, что наследственные факторы действуют особенно активно во время этих критических стадий, определяя такие важные свойства, как морозоустойчивость, размер и качество плодов, их лежкость и т. д., и что стадии в индивидуальном развитии организма необратимы.

В связи с этим И. В. Мичурин применял различные приемы воспитания сеянцев (прививки в крону плодоносящих деревьев соответствующих сортов, разные приемы обработки почвы, внесение удобрений и т. д.), направленные на выявление у гибридных сеянцев желательных и подавления нежелательных признаков и свойств, чтобы закрепить полученные таким путем свойства в пределах клонов, которые образуются при вегетативном размножении сеянцев. Окончательную браковку и уничтожение первоначально подававших надежды гибридных сеянцев он производил только после того, как выяснялось, что никакие приемы воспитания не могут сделать их достаточно ценными с хозяйственной точки зрения и достойными того, чтобы выделить их в качестве элитных форм или новых сортов¹.

Для повышения наследственной изменчивости гибридных сеянцев в желательном направлении и их отзывчивости на различные приемы воспитания Мичурин широко использовал скрещивание разновидностей и видов далеких по географическому происхождению и распространению. При подборе пар для таких скрещиваний

¹ Мичурин И. В. Выведение новых улучшенных сортов плодовых и ягодных растений. М., Сельхозгиз, 1933, с. 28, § 2, с. 21—23.

он широко учитывал основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина о влиянии климатических особенностей тех местностей, в которых формировались скрещиваемые родительские формы, на их строение и наследственные свойства.

И. В. Мичурин вывел сорта, имеющие очень большое экономическое значение для средней полосы Советского Союза. До работ Мичурина в этих местах могли выращиваться только летние и раннеосенние сорта яблони и груши. В связи с этим в начале осени все рынки оказывались переполненными плодами местных сортов и цены на них падали, а зимой яблоки и груши приходилось завозить с юга и они были очень дороги. И. В. Мичурин вывел ряд высококачественных лежких сортов, плоды которых хорошо сохраняются в течение всей зимы. Тем самым он превратил садоводство средней полосы в доходную отрасль сельского хозяйства.

Многие сорта, выведенные И. В. Мичуриным, в настоящее время полностью сохраняют все свое значение для средней полосы СССР.

Вторая важная ступень в развитии теории и практики селекции связана с разработкой и внедрением в селекционную практику новых методов, основанных на достижениях экспериментальной генетики. Необходимо отметить, что новые методы ни в какой мере не отрицают и не опровергают старые методы селекции, основанные на учении Ч. Дарвина об искусственном отборе, а дополняют и уточняют их.

Если в ряде случаев новые методы селекции и заменяют старые, то это происходит не из-за признания старых методов ошибочными и неправильными, а в результате «снятия» старых методов как недостаточно совершенных и замены их новыми, более совершенными и эффективными.

Приемы селекции, основанные на законах Менделя. Вскоре после вторичного открытия законов Менделя стало очевидным, что эти законы наследственности имеют очень существенное значение для селекции. Исследователями были сделаны попытки к пересмотру некоторых понятий селекции и к разработке новых ее приемов в свете основных законов наследственности, открытых Г. Менделем и Т. Морганом, которые привели к созданию и разработке таких понятий и методов, как учение о чистых линиях, линейная селекция и ряд приемов синтетической селекции. Эти новые методы после проверки их на практике вполне оправдали себя, значительно увеличили эффективность селекции и получили широкое распространение.

Профессор С. И. Жегалов по этому поводу писал: «Теоретические исследования в области генетики расчистили путь для сознательной селекционной работы и сделали ее доступною для широкого круга лиц. Этим объясняется то широкое распространение и те блестящие успехи селекционной работы, свидетелями которых мы в настоящее время являемся. Не может быть никакого сомнения в том, что работа на этом не остановится и что теперешнее поколение еще увидит новые триумфы в данной области. Дальней-

шим успехам селекции больше всего может содействовать распространение правильных генетических представлений и выработка навыков пользоваться в селекционной работе теми приемами и методами, которые прошли через горнило генетического исследования... Факты действительности все более и более укрепляют меня в убеждении, что только хорошая генетическая подготовка может гарантировать вполне безупречную селекционную работу»¹.

Первым и очень существенным приложением генетических концепций к вопросам селекции явилась разработка *учения о чистых линиях*, осуществленная скандинавским генетиком В. И. Иогансеном в самом начале XX столетия (Johannsen, 1903).

Это учение позволило уточнить как теоретическое понимание, так и практическое применение индивидуального отбора и привело к созданию метода линейной селекции, который вскоре стал основным методом аналитической селекции у растений самоопылителей и обусловил основные успехи в селекции культурных растений самоопылителей.

Метод чистых линий в селекции растений самоопылителей получил окончательное завершение и практическую проверку на Свалефской опытной станции в исследованиях Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle, 1909). Эти исследования показали, что использование метода чистых линий имеет особенно большое значение при работе с гибридным материалом, так как он (в отличие от простого индивидуального отбора, не принимающего во внимание гомозиготности или гетерозиготности исходного материала) позволяет правильно определить время начала выбора растений — родоначальников чистых линий (после достижения гибридами достаточно высокой гомозиготности) и правильно понять и своевременно исправить различные затруднения, возникающие в процессе линейной селекции (чаще всего связанные с нарушением гомозиготности чистых линий вследствие спонтанных мутаций или случайных скрещиваний). Исследования Г. Нильссона-Эле привели к созданию ряда очень ценных линейных сортов ячменя, овса и пшеницы, созданных на основе учения о чистых линиях и получивших широкое распространение как в Швеции, так и в ряде сопредельных стран.

Несколько позднее (1905—1915 гг.) линейная селекция получила широкое распространение в Германии, Франции, Англии, США и ряде других стран, где также вполне оправдала себя и привела к созданию многих ценных сортов у различных растений самоопылителей.

В России линейную селекцию первым начал широко применять Д. Л. Рудзинский на опытном поле при Петровско-Разумовской сельскохозяйственной академии. Рудзинский в 1902 г. побывал в ряде стран Западной Европы, где ознакомился с организацией селекционной работы, и после возвращения в Россию организовал селекционную станцию при сельскохозяйственной академии. Здесь

¹ Жегалов С. И. Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. М.—Л., Госиздат, 1930, с. 9.

проводилась селекционная работа с озимой и яровой пшеницами, овсом, горохом, льном, картофелем, тимофеевкой и овсяницей главным образом методом чистых линий. В результате были получены новые сорта, из которых особенно ценными оказались сорта льна и озимой пшеницы.

Среди учеников и сотрудников Рудзинского особенно выделялся Сергей Иванович Жегалов (1881—1927), который был широко эрудированным ученым, большое внимание уделял подготовке новых кадров селекционеров и популяризации основных задач и достижений селекции в печати. Написанный им учебник «Введение в селекцию сельскохозяйственных растений», выпущенный в трех изданиях (1923, 1926 и 1930), был настольной книгой для нескольких поколений советских селекционеров и во многом определил высокий уровень селекционной работы в Советском Союзе.

Вторым не менее существенным приложением генетической теории к разработке методов селекции является дальнейшее углубление и уточнение основных приемов синтетической селекции.

Хотя гибридизация и отбор в гибридном потомстве применялись в селекции с очень давних времен, это применение обычно связывалось просто с надеждой повысить изменчивость гибридов путем соединения положительных признаков родителей в гибридном потомстве. Никакие точные расчеты характера расщепления наследственных признаков родительских форм у гибридов различных поколений и о наиболее рациональной системе последующего разведения гибридного потомства и отбора для максимального выявления и закрепления положительных свойств родителей не производились, так как для таких расчетов не было необходимых теоретических предпосылок.

Положение резко изменилось после открытия законов Менделя, так как они дали надежную основу для прогнозов о характере расщепления гибридов и о наиболее целесообразных формах дальнейших скрещиваний их и отбора.

К реализации новых возможностей на практике первыми приступили селекционеры Свалефской селекционной станции. Работы в этом направлении были начаты Г. Нильссоном-Эле еще в 1903 г. с пшеницией и увенчались полным успехом, приведя к созданию ценных сортов, соединявших положительные признаки исходных форм. Новые способы синтетической селекции получили широкое признание и стали применяться у других культурных растений.

Работники Свалефской селекционной станции подходили к синтетической селекции крайне осторожно и проводили скрещивания только между очень близкими формами — различными сортами одной разновидности, отличавшимися друг от друга сравнительно небольшим количеством наследственных признаков. Эта осторожность была связана, с одной стороны, с тем, что при скрещивании более далеких форм расщепление приобретает очень сложный характер и выделение заранее намеченных желательных форм становится затруднительным, а с другой стороны, с отсутствием в рас-

поряжении селекционеров таких отдаленных форм, сочетание которых обеспечило бы большой и быстрый успех.

Скрещивание близких форм, отличавшихся друг от друга немногими признаками, резко уменьшало возможности синтетической селекции и исключало большие и важные успехи, связанные с соединением в одном сорте положительных свойств очень далеких друг от друга форм. Поэтому, когда достижения генетики подготовили почву для успешного преодоления трудностей, связанных с использованием в селекции отдаленной гибридизации, скрещивания далеких форм вновь стали актуальны.

Важную роль для решения этой задачи сыграли исследования крупнейшего советского генетика и ботаника Николая Ивановича Вавилова (1887—1943).

Закон гомологических рядов и учение о центрах происхождения культурных растений. На основании тщательного изучения многообразия культурных растений Н. И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов, согласно которому в близких видах, родах и семействах проявляется параллельная изменчивость всех свойственных им признаков и свойств. Этот закон отражает сходство наследственной изменчивости (мутаций) в соседних систематических единицах и имеет большое значение для селекции, позволяя предвидеть хозяйственно ценные свойства, которых сейчас нет у объекта селекции, но возможность появления которых можно предсказать по аналогии с соседними видами или родами.

На III Всероссийском селекционном съезде, где Н. И. Вавилов впервые изложил закон гомологических рядов, профессор В. В. Зеленский бросил крылатую фразу: «Съезд стал историческим. Биология будет приветствовать своего Менделеева»¹. И действительно закон гомологических рядов имеет такое же значение для прикладной ботаники и селекции, какое периодическая система элементов имеет для химии.

В результате многочисленных экспедиций в самые разнообразные страны, во время которых Н. И. Вавилов собирал образцы местных культурных растений и изучал их разнообразие, он создал **учение о центрах происхождения культурных растений**. Вавилов показал, что в таких центрах, которые он определил для большинства основных культурных растений, происходят интенсивные формообразовательные процессы и собраны почти все доминантные и рецессивные гены, но фенотипически проявляются преимущественно доминантные признаки, в то время как рецессивные выявляются вне этих центров — на периферии распространения соответствующих культур (рис. 126).

Н. И. Вавилов организовал большое количество экспедиций, которые при его личном участии или под руководством таких его сотрудников, как П. М. Жуковский, С. М. Букасов и др., собрали

¹ В сб.: «Рядом с Вавиловым», М., «Советская Россия», 1963, с. 10.

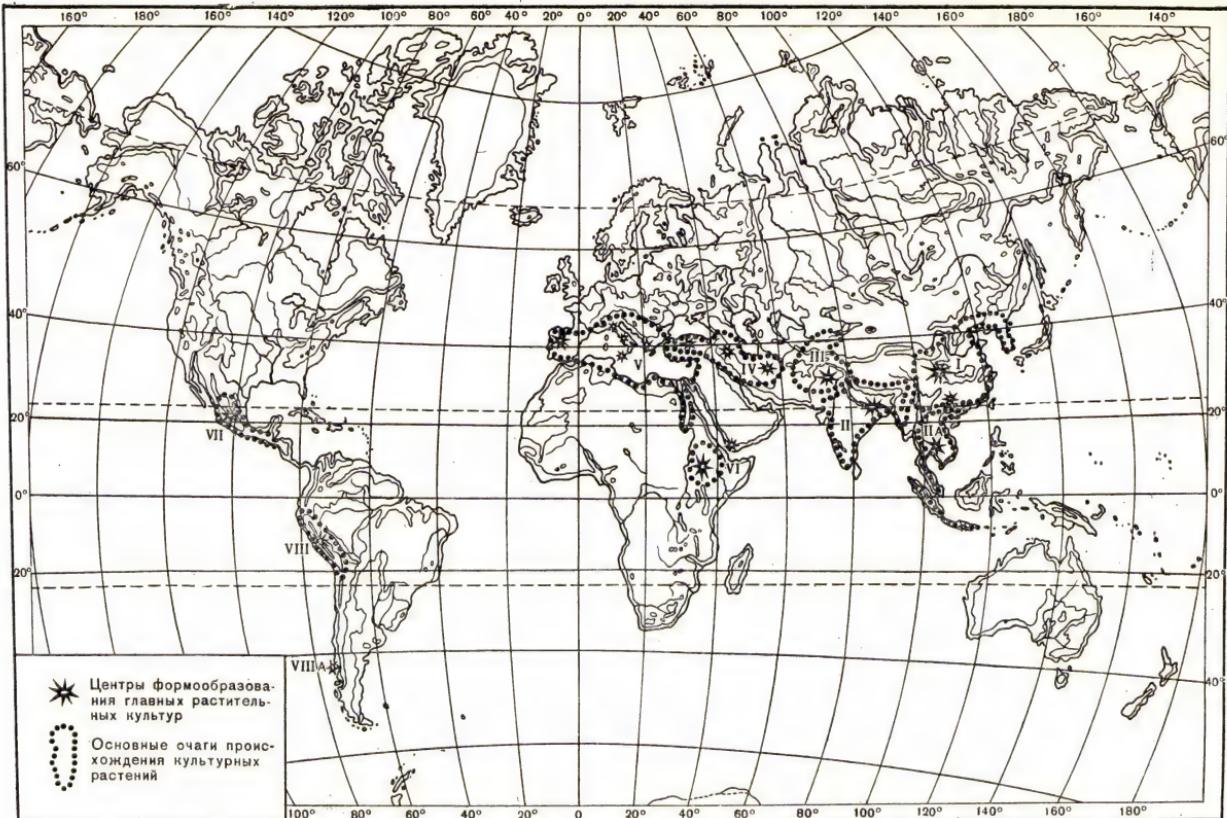


Рис. 126. Мировые очаги культурных растений (I—VIII—номера очагов) (по Вавилову)

образцы семян и отводков во всех основных центрах происхождения культурных растений. На базе этих сборов была создана богатейшая мировая коллекция культурных растений. Эта коллекция потом непрерывно пополнялась, систематизировалась и поддерживалась в живом состоянии сотрудниками Всесоюзного института растениеводства, во главе которого Н. И. Вавилов стоял в течение многих лет.

За работами Н. И. Вавилова внимательно следили ученые многих стран и, убедившись в большой ценности собранных материалов, организовали такие экспедиции в своих странах, но ни одна из собранных ими коллекций не могла сравниться по богатству и разнообразию с мировой коллекцией культурных растений Всесоюзного института растениеводства.

Вместе с тем Н. И. Вавилов много сделал для разработки теоретических основ селекции и уточнения определения селекции как самостоятельной науки. Полностью признавая тесное переплетение генетики и селекции во многих вопросах и очень большое значение генетики в качестве главной теоретической основы селекции, он вместе с тем категорически возражал против сведения селекции к одному из разделов генетики в качестве «прикладной генетики» или «частной генетики». Давая общее определение селекции как науки, Н. И. Вавилов писал: «Из того, что ряд исследователей работают одновременно и в области селекции и в области генетики, и что для селекционера обязательно знание методов генетики, — не значит, что эти дисциплины неразделимы. Дивергенция (расхождение) их достаточно уже фактически осуществилась в историческом ходе исследования, с ней приходится считаться и organizationно и по существу.

Эволюционное учение пронизывает всю науку о селекции. Селекция по существу есть вмешательство человека в формообразование животных и растений; другими словами селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека¹.

Вавилов подчеркивал высокую степень комплексности селекции как научной дисциплины и считал, что она слагается из 7 основных разделов: учения об исходном материале, учения о наследственной изменчивости, учения о роли среды в выявлении сортовых признаков, теории гибридизации, теории селекционного процесса, учения об основных направлениях в селекционной работе (селекция на иммунитет, селекция на технические качества и т. д.) и частной селекции.

Теоретические исследования Н. И. Вавилова и созданная им богатейшая мировая коллекция культурных растений обусловили быстрое, плодотворное развитие селекции в СССР. Больше того, теория селекции, созданная Н. И. Вавиловым, и коллекции культурных растений, собранные по его примеру, оказали большое по-

¹ Вавилов Н. И. Селекция как наука. М.—Л., Госиздат, 1934, с. 9.

ложительное влияние на прогрессивное развитие селекции и успехи селекционеров во всем мире.

В Советском Союзе идеи и достижения Н. И. Вавилова были использованы в работах многих исследователей. Г. К. Мейстер, А. П. Шехурдин и В. Н. Мамонтова на базе мировой коллекции культурных растений путем отдаленной межвидовой и межродовой гибридизации и скрещивания далеких географических форм одного вида создали ценные сорта сильных яровых пшениц, многие из которых и в настоящее время полностью сохраняют свое значение и выращиваются на большей части площади, занятой посевами яровой пшеницы в СССР.

Большое значение имеют работы П. П. Лукьяненко. Он скрестил сорта озимой пшеницы, хорошо приспособленные к условиям Северного Кавказа, с сортами совсем другого географического происхождения, которые обладали недостававшими местным сортам хозяйственными признаками (Канадские и Аргентинские сорта, образцы озимой пшеницы из ГДР и др.). В результате были получены выдающиеся по урожайности сорта озимой пшеницы — Безостая 4, Скороспелка 3-б и Безостая I, дающие средний урожай зерна от 42 до 48 ц/га.

Значительное достижение в области отдаленной гибридизации представляют собой исследования Н. В. Цицина, связанные с получением пшенично-пырейных гибридов, соединяющих положительные свойства этих двух родов. Эти исследования не только привели к созданию высокоурожайных и морозоустойчивых сортов озимой пшеницы, но и сильно стимулировали широкое использование отдаленной гибридизации в селекции других растений.

Новые методы селекции, основанные на достижениях генетики. Несколько позднее в результате новых больших достижений экспериментальной генетики были созданы и получили распространение на практике несколько новых методов селекции. Но эти методы ни в какой мере не следует противопоставлять классическим методам селекции, созданным на основе учения Ч. Дарвина о искусственном отборе и первых успехов экспериментальной генетики, так как они не опровергают и не заменяют старые методы, а дополняют и углубляют их, значительно повышая общую эффективность селекции.

К новым методам в первую очередь относится *метод выведения самоопыленных линий и последующего получения линейных гибридов*, разработанный довольно давно (в двадцатых годах текущего столетия), но получивший особенно широкое распространение и давший исключительно ценные результаты (особенно у кукурузы) в самые последние годы. Этот метод находит широкое применение у всех новых культур и в будущем может в корне изменить характер селекции всех растений перекрестников и в несколько видоизмененной форме успешно применяется в селекции домашних животных.

Все более широкое применение в селекции растений начинает

находить и экспериментальная полиплоидия, особенно в восстановлении плодовитости у стерильных отдаленных гибридов путем удвоения у них числа хромосом.

Сравнительно недавно разработан очень многообещающий метод селекции, основанный на использовании экспериментального мутагенеза. Этот метод уже дал ценные результаты в селекции грибов и бактерий. Некоторое количество новых сортов получено при помощи экспериментального мутагенеза и у высших растений, и нет сомнений в том, что число таких сортов в ближайшем будущем резко увеличится.

За рубежом при помощи индуцированного мутагенеза получено больше 30 новых сортов разных культур, в том числе 10 — зерновых, 5 — зернобобовых, 3 — масличных культур и т. д., в СССР — 5 сортов фасоли, сои, люпина, томатов и хлопчатника (в 1967 г. переданных в Государственное сортоиспытание). К 1973 г. количество новых сортов, выведенных при помощи индуцированного мутагенеза, по сравнению с 1967 г., увеличилось в десятки раз и одновременно значительно увеличилась и хозяйственная ценность сортов, выведенных таким путем. Так, в Италии при помощи индуцированного мутагенеза у пшеницы получено 3 новых сорта, названных «Castelporziano», «Castelfusano» и «Casteldelmonte» и выпущенных в коммерческую продажу. В СССР при помощи индуцированного мутагенеза также получено несколько новых сортов пшеницы и среди них сорт яровой пшеницы «Новосибирская-67», дающая в ряде областей Сибири значительное увеличение урожая зерна.

У ячменя при помощи индуцированного мутагенеза получено несколько десятков сортов, отличающихся скороспелостью, увеличенной урожайностью, более высоким качеством зерна (увеличение количества незаменимых аминокислот), повышенной устойчивостью к некоторым болезням и вредителям и некоторыми другими хозяйственными ценными свойствами. У яблони при помощи индуцированного мутагенеза получен ряд сортов с измененным сроком созревания плодов, измененной окраской и увеличенными размерами плодов. В СССР при помощи индуцированного мутагенеза получен новый сорт яблони-полукультурки «Новосибирское сладкое», отличающийся значительно повышенной морозоустойчивостью и способный в штамбовых формах благополучно переносить суровые зимы средней Сибири. Этот сорт в настоящее время проходит Государственное сортоиспытание.

Примерно так же обстоит дело и у многих других культурных растений, где при помощи индуцированного мутагенеза получен ряд новых сортов, одни из которых еще проходят сортоиспытание, а другие уже широко используются в производственных условиях и хорошо зарекомендовали себя.

Быстрое и резкое улучшение методов селекции тесно связано с успехами экспериментальной генетики — главной теоретической базы усовершенствования этих методов.

Целесообразность же применения тех или иных методов селек-

ции к определенным живым организмам во многом зависит от способов их размножения. Поэтому методы селекции будут рассмотрены на отличающихся друг от друга способами размножения пяти группах организмов. Это самоопыляющиеся растения, перекрестно-опыляющиеся растения, вегетативно размножаемые растения, животные и микроорганизмы.

ГЛАВА 19

СЕЛЕКЦИЯ САМООПЫЛЯЮЩИХСЯ РАСТЕНИЙ

Среди культурных растений есть большая группа самоопыляющихся, имеющих разнообразные приспособления, содействующие самоопылению и предотвращающие возможность перекрестного опыления. Так, у ячменя, пшеницы, овса есть нераскрывающиеся или клейстогамные цветки, в которых самоопыление происходит нередко еще до того, как колос появился из влагалища. У хлопчатника тычиночные нити образуют колонку, через которую и продвигается достигший зрелости пестик, захватывая при этом пыльцу. Существуют и другие приспособления к постоянному самоопылению.

Хотя все эти приспособления не имеют абсолютного характера и не исключают возможности перекрестного опыления, осуществляющегося в очень редких случаях, тем не менее основным, резко преобладающим типом полового размножения у всех названных растений является самоопыление.

Преобладание самоопыления накладывает резкий и очень своеобразный отпечаток на биологию размножения, физиологию и генотипические особенности таких растений. Самоопыление приводит к тому, что все рецессивные мутации вскоре после своего появления подвергаются воздействию естественного отбора. Полезные изменения закрепляются и получают широкое распространение, а вредные элиминируются. Вследствие этого в геноме самоопылителей отсутствуют вредные (летальные или полулетальные) гены, вместе с тем у самоопылителей не бывает гетерозиса (гибридная мощность), тесно связанного с гетерозиготностью.

Популяции самоопыляющихся растений, сложившиеся под влиянием естественного отбора и бессознательного искусственного отбора, представляют собой сложные смеси различных гомозиготных линий.

Методический отбор вначале имел форму массового отбора и состоял в выделении, сохранении и использовании для посева семян лучших растений и использовании для потребительских целей средних и худших растений.

Деятельность первых селекционных станций и семеноводческих ферм, как правило, начиналась с массового отбора, проводившегося внутри местных сортов, которые открывали широкие возможности для такого рода селекции. Отбор проводился селекционерами-

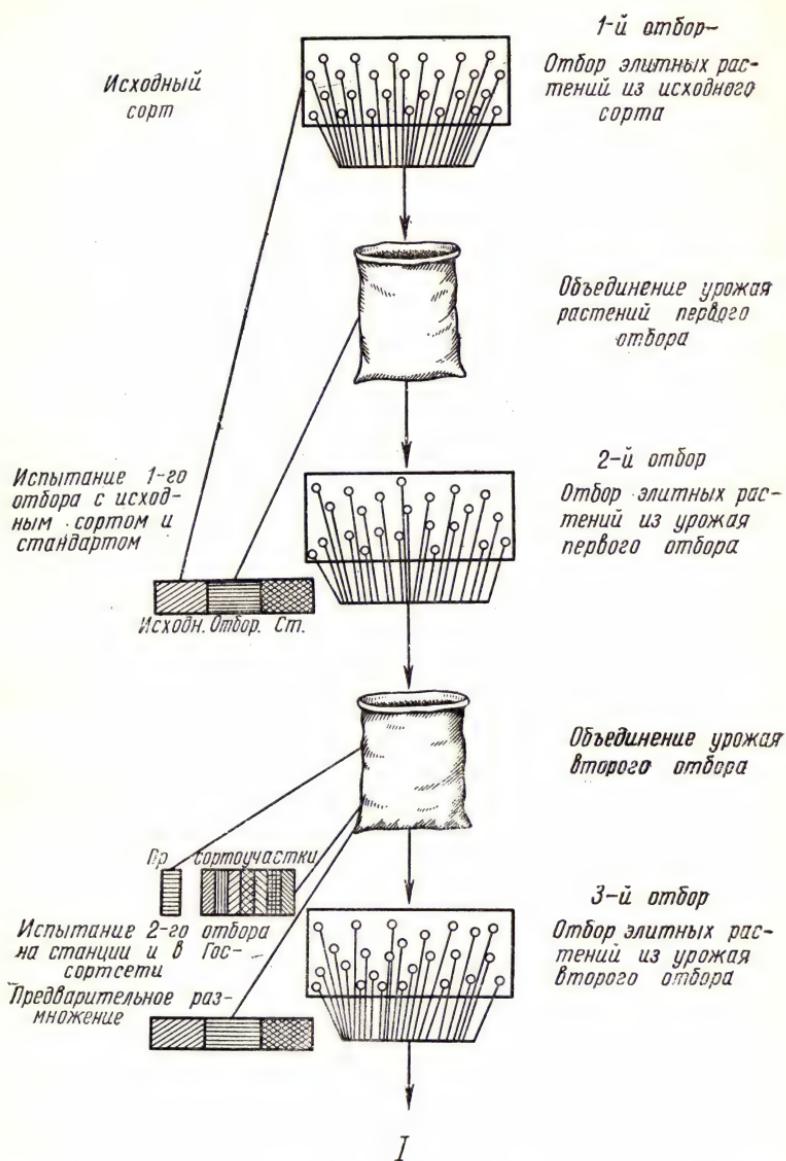


Рис. 127. Схема многократного массового отбора (I) и однократного индивидуального отбора у самоопылителей (по Юрьеву)

специалистами в широких масштабах и тщательно; во внимание принималось большое количество хозяйствственно ценных признаков. В результате улучшение местных сортов происходило значительно быстрее, и селекционные сорта, созданные массовым отбором, существенно превосходили исходные местные по ряду хозяйствственно ценных признаков (рис. 127).

Все же такие селекционные сорта по своим основным особенностям качественно не отличались от местных. Как и местные сорта, они представляли собой смесь многих различных гомозиготных линий, были недостаточно однородны и довольно быстро «вырождались» в результате усиленного размножения линий с менее ценными свойствами и вытеснения линий с более ценными хозяйственными свойствами. Эти недостатки сортов, получаемых при помощи массового отбора, уже давно заставляли селекционеров искать другие способы селекции самоопыляющихся растений.

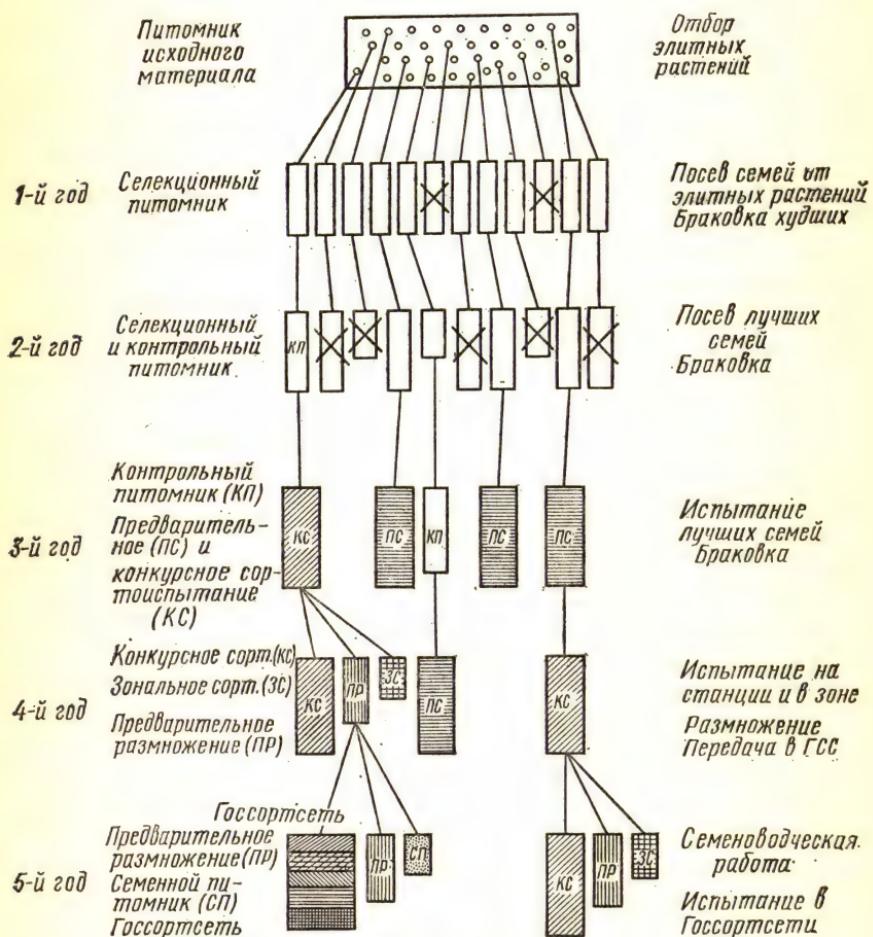


Рис. 127 (продолжение).

Еще до опубликования трудов Ч. Дарвина английский селекционер Ле-Кутер (Le Couteur, 1836) успешно применил индивидуальный отбор, основанный на получении и размножении потомства от единичных отборных растений, в селекции пшеницы. Но Ле-Кутер довел этот принцип до абсурдной крайности. Он искал не просто лучшие растения, а стремился найти лучшие колосья на лучших растениях и лучшие зерна на лучших колосьях. Это очень осложняло индивидуальный отбор, уменьшало его эффективность и надолго задержало широкое применение его в селекции растений самоопылителей.

Индивидуальный отбор. Яльмар Нильсон (Nilsson, 1901) устранил крайности Ле-Кутера, перенес центр тяжести отбора на выделение отдельных лучших растений на том основании, что все семена в пределах одного растения у самоопылителей наследственно равноценны и сделал *индивидуальный отбор* в такой форме основным методом селекции растений самоопылителей.

Независимо от Яльмара Нильсона и значительно раньше его индивидуальный отбор у растений самоопылителей успешно использовала семеноводческая фирма Вильморенов во Франции.

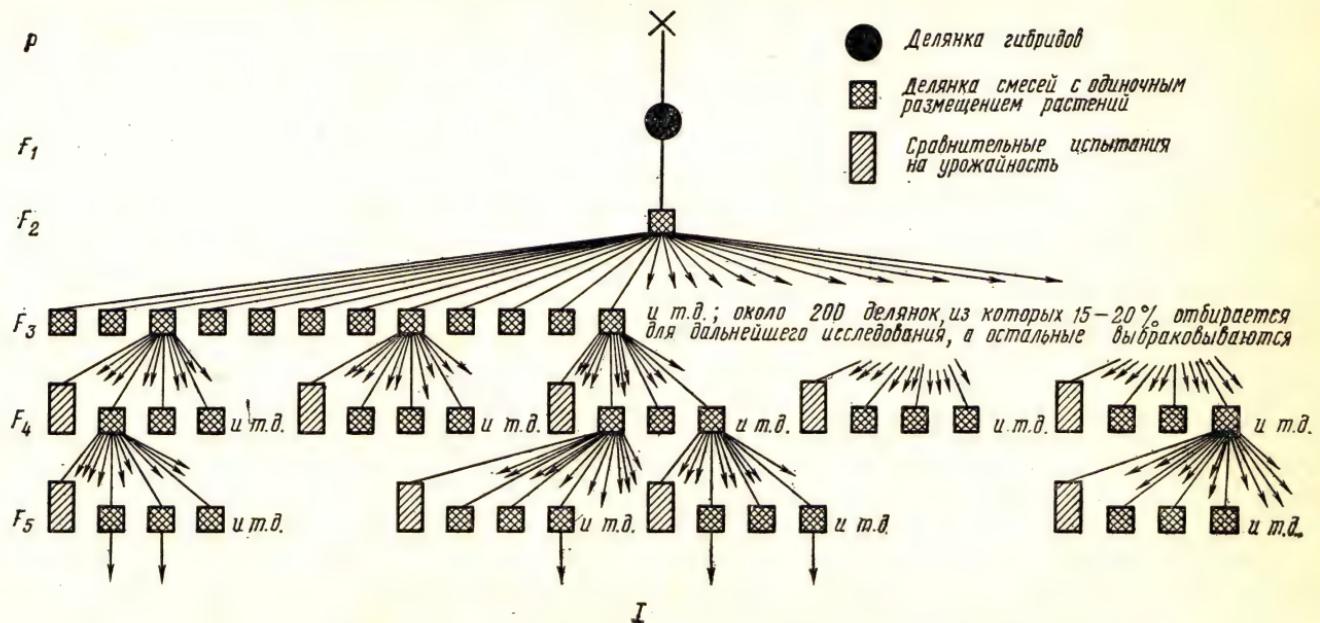
Индивидуальный отбор у самоопыляющихся растений дает возможность разделить исходный местный сорт на составляющие его гомозиготные линии, сравнить эти линии между собой, выделить среди них наиболее ценные с хозяйственной точки зрения, и затем размножить лучшие линии для использования их в качестве новых сортов.

Выведенные при помощи индивидуального отбора сорта по основным свойствам качественно отличаются от местных сортов-популяций и селекционных сортов, полученных при помощи массового отбора. Для них характерна высокая однородность и очень большая устойчивость; а опасность вырождения при длительном размножении без дополнительных отборов минимальна.

Исследования В. И. Иогансена и его учение о чистых линиях создали теоретическую основу для метода индивидуального отбора и уточнили условия, необходимые для эффективности селекции, проводимой этим методом: гомозиготность исходного растения и размножение его потомства только путем самоопыления. После этого уточнения метод индивидуального отбора под названием «линейная селекция» получил очень широкое распространение во всех странах мира.

Индивидуальный отбор и в настоящее время совершенно незаменим, когда нужно улучшить местный сорт путем выделения из него чистых линий, наиболее ценных с хозяйственной точки зрения.

В современной трактовке техническое оформление системы индивидуального отбора в СССР можно описать следующим образом. Семена исходного местного сорта в возможно более однородных условиях высеваются в питомнике исходного материала (см. рис. 127, II). В этом питомнике за растениями ведется тщательное наблюдение, выделяются лучшие и с каждого в отдельности собираются семена. На следующий год они высеваются в селекционном



Победа × Золотой дождь I

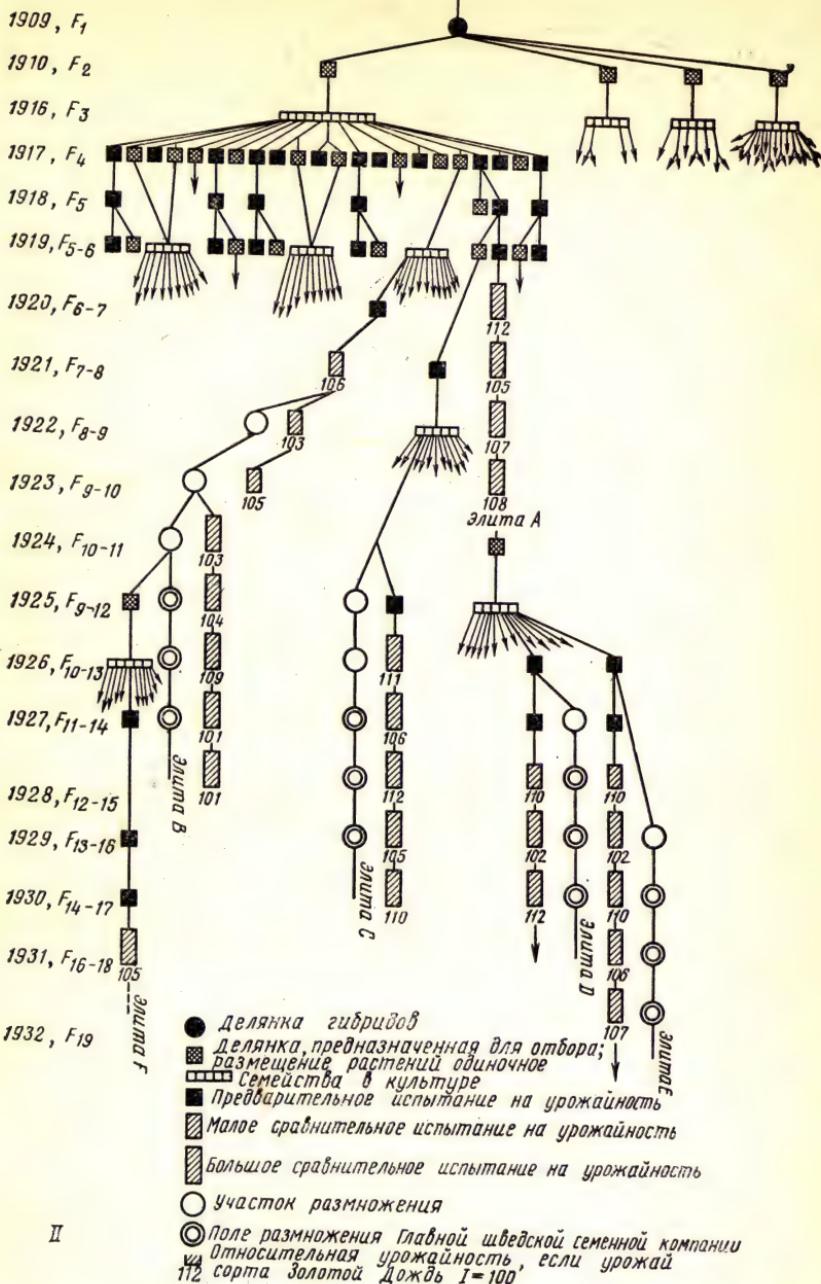


Рис. 128. Схемы: I — селекционного процесса, применявшегося в Свалеф в 1915 г.; II — селекции сорта овса Золотой дождь II и его элит (по Окерману и Мак-Кей)

питомнике первого года на отдельных делянках. В селекционном питомнике делянки (потомства отборных растений) сравниваются между собой. Худшие потомства бракуются, а с лучших собирают семена, которые образуют семенной фонд селекционного питомника второго года. В селекционном питомнике второго года снова проводится тщательное сравнение отобранных лучших семей на отдельных делянках (обычно в 2—3 повторностях). Худшие семьи бракуются, а семена лучших передаются в предварительное станционное сортоиспытание, где они высеваются на делянках большего размера и в большем числе повторностей, чем в селекционном питомнике.

Семена наиболее выдающихся семей могут быть сразу переданы в конкурсное станционное сортоиспытание, в которое потом поступают и семена семей, оказавшихся лучшими в предварительном сортоиспытании.

Потомства семей, показавших себя лучшими в конкурсантом сортоиспытании, рассматриваются как новые сорта, получают сортовые названия и передаются в Госсортосеть. Сорта, прошедшие здесь успешно трехлетнее испытание, районируются, не прошедшие — выбраковываются.

Таким образом, выведение нового линейного сорта путем индивидуального отбора из местного сорта-популяции у растений самоопылителей состоит из выделения в местном сорте-популяции большого числа чистых линий, обладающих хозяйственными ценными признаками, тщательного сравнения этих линий между собой с целью выявления наиболее ценных, дополнительной проверки этих отборных линий в конкурсантом сортоиспытании и передачи победителей конкурсантного сортоиспытания в Госсортосеть в качестве новых сортов, претендующих на районирование.

Успех такой селекции зависит главным образом от качества исходного местного сорта, масштабов отбора в питомнике исходного материала в селекционных питомниках, тщательности изучения и правильности браковки на всех ступенях селекционного процесса.

Важно отметить, что индивидуальный отбор может дать и обычно дает положительные результаты только в тех случаях, когда в составе исходного сорта-популяции есть чистые линии, обладающие свойствами, которые стремится придать вновь создаваемому сорту селекционер. Если таких чистых линий в составе популяции, образующей исходный сорт, нет, то, в каких бы масштабах ни проводился отбор и сколько бы времени он ни продолжался, селекционная работа неизбежно останется бесплодной. Поэтому говорят, что аналитическая селекция не создает новые сорта, а только выявляет уже существующие.

Синтетическая селекция. В ряде случаев перед селекционерами стоит задача выведения новых сортов самоопыляющихся растений, обладающих свойствами, которые заведомо отсутствуют у местных сортов-популяций. В таких случаях возникает необходимость замены аналитической селекции, проводимой при помощи индивидуального отбора, другими методами селекции.

Одним из таких методов является синтетическая селекция, основанная на скрещивании исходных форм, каждая из которых обладает признаками, желательными для селекционера: одна форма имеет такие признаки, каких нет у первой, но лишена других желательных признаков, имеющихся у другого, и наоборот. Следовательно, при этом способе селекции заведомо происходит не простое выделение чистых линий, а создаются новые формы, сочетающие положительные свойства двух совершенно различных исходных форм.

Если родительские формы сравнительно мало отличаются друг от друга (различные сорта одной разновидности), расщепление гибридов сравнительно простое и уже в F_2 появляется целый ряд гомозиготных форм, сочетающих в новых комбинациях контрастные признаки исходных форм, и идет расщепление, характерное для дигибридных и тригибридных скрещиваний. Поэтому в таких скрещиваниях можно начинать отбор и закладку линий уже в F_2 или F_3 , имея достаточно много шансов на то, что отобранные растения гомозиготны и дадут нерасщепляющееся потомство.

Так как при таких скрещиваниях расщепление сравнительно простое и число различных новых сочетаний признаков родительских форм невелико, то количество растений в F_2 может быть не очень большим (100—200 растений), что очень облегчает и упрощает такую форму синтетической селекции. Поэтому первые опыты по использованию синтетической селекции у растений самоопытителей на Свалефской селекционной станции (начало XX столетия) имели именно такой характер. В этот начальный период синтетической селекции применялось скрещивание очень близких сортов, ранее начало отбора и сравнительно небольшой объем работы. Селекционный процесс завершался сравнительно быстро, но получаемые таким путем сорта ненамного превосходили своих родителей. Схема такого отбора изображена на рисунке 128, I.

Примером синтетической формы селекции может служить история выведения сорта овса Золотой дождь II (II). Этот сорт выделен в потомстве от скрещивания очень близких сортов овса — Победа и Золотой дождь I, проведенного еще в 1908 г. Отбор начат в F_2 и проводился очень интенсивно, хотя и в сравнительно небольших масштабах. В результате селекции получен новый сорт овса Золотой дождь II, который имел зерно лучшего качества, чем Золотой дождь I, и по урожайности превосходил его на 5—6%, но все же был очень похож на исходный сорт овса Золотой дождь I, что нашло отражение даже в названии нового сорта — Золотой дождь II.

В ходе исследований во время синтетической селекции выяснилось, что для получения значительных результатов и резкого улучшения вновь выводимых сортов нужно использовать скрещивание сравнительно далеких форм, отличающихся друг от друга по многим существенным признакам. Но при скрещивании таких форм расщепление имеет несравненно более сложный характер; в F_2 и F_3 почти не встречается гомозиготных растений с хозяйственными

ценными признаками, по которым их исходные формы отличаются друг от друга. Потомства лучших растений, отобранных в F_2 или F_3 , показывают сложное расщепление и приходится прибегать к дополнительному отбору в ряде последующих поколений, что сильно осложняет селекцию. В F_2 и F_3 наблюдается большое многообразие, возникает необходимость получать большие количества растений и выделять в этих поколениях много отборных растений, потомства которых продолжают расщепляться и требуют дополнительного отбора. Все это вынуждает расширять масштабы селекционной работы, что во многих случаях оказывается практически неосуществимым.

Для преодоления таких трудностей Нильссон-Эле (Nilsson-Ehle, 1904) предложил выращивать гибриды F_2 , F_3 , F_4 и даже некоторых более поздних генераций в виде популяций без подразделения на отдельные линии. В полученных гибридных популяциях селекционер бракует только заведомо плохие растения (неморозоустойчивые, повреждающиеся болезнями, уродливые и т. д.) и действует, конечно, естественный отбор. Благодаря этому наследственное многообразие таких гибридных популяций сохраняется и их возможно использовать в качестве исходного материала для отбора и после ряда пересевов.

Закладка линий и интенсивный отбор начинаются только после того, как гомозиготность гибридной популяции резко повысится и вероятность гомозиготности большей части закладываемых линий станет достаточно высокой, что происходит обычно в 5—8-й генерации. Эта методика — *метод накопления*, открывает возможность очень хорошо использовать гибридную изменчивость, не слишком расширяя объем селекционной работы.

Наряду с достоинствами метод накопления имеет и довольно существенные недостатки, заключающиеся в том, что часть ценных генотипов теряется и весь селекционный процесс занимает значительно больше времени, чем в тех случаях, когда отбор начинается в F_2 . Несмотря на это, метод накопления получил широкое распространение и является в настоящее время одним из основных способов синтетической селекции перекрестноопыляющихся растений.

При скрещиваниях далеких географических рас (или сортов культурных растений с их дикими родичами) метод накопления оказывается уже недостаточным. А между тем удовлетворить многие запросы производства, такие, как высокая урожайность и пригодность к механизированной уборке, хорошая морозоустойчивость и невосприимчивость к наиболее опасным грибным и бактериальным болезням, можно только путем синтетической селекции, основанной на скрещивании далеких форм.

Для успешного осуществления таких форм синтетической селекции требуются другие приемы селекции и резкое расширение масштабов отбора.

У яровых пшениц для этой цели Г. К. Мейстером и А. П. Шеффурдиным (1930) был разработан особый метод так называемой *ступенчатой гибридизации*. Этот метод заключается в скрещивании

двух далеких географических форм, отличающихся друг от друга по ряду хозяйствственно ценных признаков, проведении среди гибридов старших поколений отбора в широких масштабах и создании

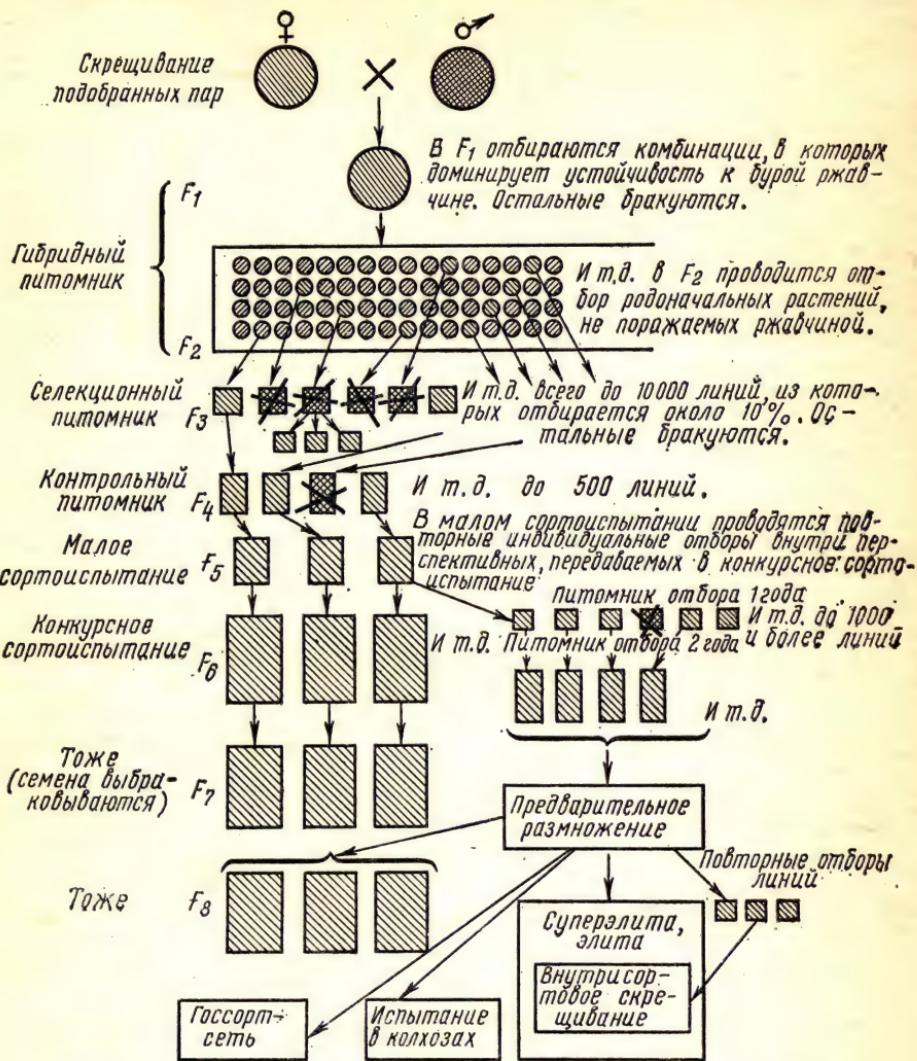


Рис. 129. Схема селекции озимой пшеницы, разработанная П. П. Лукьяненко (по Лукьяненко)

таким путем нового сорта, соединяющего положительные свойства исходных форм. Затем такой сорт используется в качестве одного из родителей для скрещивания с далекой формой, которая обладает отсутствующими у него хозяйствственно цennыми признаками. Путем проводимого в широких масштабах отбора выделяется

сорт, соединяющий положительные свойства родительских форм. Этот сорт снова используется в качестве одного из родителей для скрещивания с далекой от него формой и так далее. При такой ступенчатой гибридизации происходит непрерывное улучшение вновь выводимых сортов, которые все время приобретают новые и новые положительные хозяйствственно ценные свойства.

Путем ступенчатой селекции А. П. Шехурдин к 1937 г. вывел невиданный в то время сорт мягкой пшеницы Стекловидный I (Альбидум 1264), имевший макаронные, крупяные и другие качества зерна, сходные со свойствами зерна твердых пшениц и даже превышающие их. Этот сорт потом послужил исходным для создания большой группы новых сортов сильных мягких пшениц, полученных как самим А. П. Шехурдиным, так и некоторыми другими селекционерами.

Для озимых пшениц П. П. Лукьяненко (1966) была разработана несколько другая методика синтетической селекции, основанная на скрещивании сортов различного географического происхождения. По этой методике в каждой комбинации кастрируется и опыляется 100—200 колосьев, иначе 2000—4000 цветков, чтобы иметь в F_2 вполне достаточное количество растений для начала индивидуального отбора уже в этом поколении. Семена отобранных в F_2 колосьев высеваются по потомствам в селекционном питомнике, где в F_3 выделяются относительно однородные линии, составляющие не более 5—10% от общего количества изучаемых в селекционном питомнике этого года линий. Выделенные линии изучаются дальше без отборов вплоть до конкурсного сортоиспытания (рис. 129).

В селекционном питомнике ежегодно высеваются 7—10 тысяч гибридных линий, но в конкурсное испытание обычно включаются всего 30—40 новых сортов.

Отбор лучших линий всегда проводится в поле в период вегетации растений, что позволяет правильно оценивать такие хозяйствственно ценные признаки, как устойчивость к ржавчине, прочность соломины, продуктивность колоса и скороспелость.

При помощи этой методики путем индивидуальных отборов в ранних поколениях гибридов были выведены ценные сорта озимой пшеницы: Новоукраинка 83, Безостая 4, Кубанская 131 и другие, районированные в ряде зон Северного Кавказа и получившие там широкое распространение.

Вследствие закладки линий в F_2 или F_3 и отсутствия отбора в последующих поколениях полученные таким путем сорта представляют собой популяции, состоящие из большого количества морфологически сходных чистых линий. Они возникли от расщепления исходных отобранных растений, которые были гетерозиготны по многим наследственным факторам. Благодаря этому такие сорта очень благоприятный исходный материал для аналитической селекции, осуществляющей с помощью индивидуального отбора. При этом сорта разделяются на составляющие их чистые линии и лучшие из этих чистых линий становятся новыми линейными сортами.

Действительно, путем дополнительного индивидуального отбора внутри созданных им гибридных сортов-популяций, П. П. Лукьяненко получил новые линейные сорта: Краснодарка 622/2, Новоукраинка 84, Скороспелка 3-б и такой шедевр селекции, как Безостая 1, выведенная путем индивидуального отбора из сорта Безостая 4 и дающая средние урожаи зерна свыше 48 ц/га.

Отдаленная гибридизация. В селекции пшеницы и некоторых других само опыляющихся растений широкое распространение получила также и синтетическая селекция, основанная на скрещивании очень отдаленных форм, которые часто имеют совершенно различные числа хромосом (инконгруэнтные скрещивания, по терминологии Г. Д. Карпеченко). В этих случаях селекционерам приходится иметь дело с большими трудностями, связанными не только с крайне сложным расщеплением, но и с затруднительностью осуществления такого рода скрещиваний и высокой стерильностью отдаленных гибридов в тех случаях, когда их все же удается получить. Используя достижения современной генетики, селекционеры успешно преодолевают все эти трудности и таким путем уже получены ценные сорта, соединяющие достоинства очень далеких видов.

Одним из примеров таких скрещиваний может служить скрещивание 42-хромосомных мягких пшениц с 28-хромосомными твердыми пшеницами. Как отмечалось в главе 11, гибриды от таких скрещиваний образуют 14 бивалентов и 7 унивалентов и частично плодовиты. Путем возвратных скрещиваний в ряде последовательных поколений с 42-хромосомным родителем можно получить гибриды старших поколений, образующие 21 бивалент, вполне fertильные и по большинству признаков подобные 42-хромосомному родителю. Но некоторые из таких гибридов вместе с тем устойчиво сохраняют отдельные признаки и свойства твердой пшеницы, что зависит от того, что некоторые хромосомы (или даже только участки хромосом) твердой пшеницы у них сохранились, перешли в гомозиготное состояние и стали устойчивой составной частью их генотипа. Именно таким путем на Саратовской селекционной станции Г. К. Мейстером и А. П. Шехурдиным были получены гибридные сорта Сарроза, Саррубра и Блансар, соединяющие высокую урожайность мягкой пшеницы с высокими качествами зерна твердой пшеницы (табл. 8).

Из этих трех сортов наиболее ценный Саррубра; по качеству зерна она значительно превосходит твердую пшеницу, а по урожайности приближается к мягкой.

После смерти А. П. Шехурдина (1951) его исследования успешно продолжает Валентина Николаевна Мамонтова. Она плодотворно использует в своей селекционной работе отдаленную гибридизацию и метод ступенчатой гибридизации. В трудный период после 1948 г., когда метод ступенчатой гибридизации подвергался резкой критике как приложение «формальной генетики» к селекции, В. Н. Мамонтова проявила большую твердость и принципиальность и продолжала работать этим методом. В результате ей

удалось получить 13 очень ценных новых сортов яровой пшеницы, которые в 1964 г. занимали общую площадь в 16,5 млн. га. Эти сорта отличаются высокой засухоустойчивостью, скороспелостью и очень высоким качеством зерна. Саратовская 29 среди сильных пшениц по качеству муки не имеет равных. Лондонская технологическая лаборатория Кент-Джонса дала ему такую оценку: «Сорт Саратовская 29 обладает необыкновенно высокой силой муки и является совершенно выдающимся сортом». Другие сорта яровой пшеницы, выведенные В. Н. Мамонтовой, также занимают большие площади в производственных посевах: Лютесценс 758 — 8 млн. га, Саррубра — около 3 млн. га и т. д. Кроме того, В. Н. Мамонтовой в последние годы выведен ряд еще более ценных новых сортов яровой пшеницы: Саратовская 33, Саратовская 36 и Саратовская 38, которые имеют очень большое будущее.

Таблица 8

**Урожай зерна и мукомольно-хлебопекарные свойства гибридных сортов яровой пшеницы
(по Н. И. Вавилову, 1935)**

Названия сортов	Урожай зерна (ц/га) (1933)	Урожай зерна (ц/га), среднее за 9 лет (1925—1933)	Мукомольно-хлебопекарные свойства, среднее за 4 года (1929—1934)		
			выход муки (%)	объемный выход хлеба	хлебопекарная оценка
Сарроза	8,6	14,9	78,2	562	87
Саррубра	8,2	14,7	78,4	571	90
Блансар	8,0	14,4	77,9	536	89
<i>Var. lutescens</i> , ч. л. 0,62 (мягкая)	8,4	15,5	75,0	496	79
<i>Var. hordeiforme</i> , ч. л. 0,6 (твёрдая)	4,5	11,1	75,0	523	85

Еще более ярким примером эффективности таких отдаленных скрещиваний могут служить *межродовые гибриды*, полученные Н. В. Цициным и его сотрудниками от скрещивания пырея и пшеницы. Высокая эффективность этих скрещиваний зависит в первую очередь от очень резких различий между исходными родительскими формами.

Пырей — злостный сорняк, многолетнее растение с высокой морозоустойчивостью и устойчивостью к большинству грибных и бактериальных заболеваний и исключительной неприхотливостью. Пшеница обладает культурным типом колоса, высокой урожайностью и высококачественным зерном. Виды, использованные для скрещивания, отличались друг от друга как по числу хромосом, так и по их качественному составу. Для скрещиваний обычно использовались 42-хромосомные мягкие пшеницы, а в качестве

представителей пыреев — 42-хромосомный вид *Agropyrum glaucum* и 70-хромосомный вид *A. elongatum*. Несколько позднее для таких скрещиваний был использован синтетический гибридный вид *A. glael* с диплоидным числом хромосом 56, полученный путем скрещивания *A. glaucum* с *A. elongatum*.

При повторных возвратных скрещиваниях гибридов от скрещивания *Triticum vulgare* ($2n=42$) \times *A. glaucum* ($2n=42$) с *T. vulgare* в старших поколениях гибридов образуются формы, в основном сходные с пшеницей, но вместе с тем обладающие и некоторыми признаками и свойствами, заимствованными от пырея. Материальной основой возникновения таких форм, как и у гибридов между мягкой и твердой пшеницей, служит сохранение отдельных участков хромосом пырея, которые находятся в гомозиготном состоянии и представляют собой уже постоянную составную часть генотипов таких гибридов.

Именно таким путем и были выведены озимые и яровые сорта пшенично-пырейных гибридов пшеничного типа. Эти сорта отличаются очень высокой урожайностью (до 70 ц/га), прочной соломиной — надежной опорой для их тяжеловесных колосьев. Диплоидное число хромосом равно 42. Некоторые из этих сортов успешно прошли Государственное сортоиспытание и районированы на больших площадях.

Н. В. Цициным получены и пшенично-пырейные гибриды совсем другого типа, выделенные им в самостоятельный вид под названием *Triticum agropyrotriticum* Cicin, который имеет 56 хромосом (диплоидное число) и сохраняет многолетний образ жизни, свойственный пырею. Гибриды с таким числом хромосом иногда возникают при возвратных скрещиваниях (*T. vulgare* \times *A. elongatum*) \times *T. vulgare* и в F_2 и F_3 от возвратных скрещиваний (*T. vulgare* \times *A. glaucum*) \times *T. vulgare* и самоопыления таких гибридов $\langle F_2 \rangle$. Появление 56-хромосомных форм обычно бывает связано с функционированием нередуцированных гамет и последующим выравниванием числа хромосом в результате потери «излишних» хромосом. Диплоидный набор хромосом *T. agropyrotriticum* заключает 3 пары семерок хромосом мягкой пшеницы и две семерки хромосом пырея. Вследствие этого они значительно ближе к пырею, чем 42-хромосомные пшенично-пырейные гибриды.

Путем скрещивания наиболее перспективных 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов между собой и настойчивого отбора Н. В. Цицин получил целый ряд форм культурного типа и выделил среди них несколько новых сортов многолетней пшеницы, перспективных в качестве многолетних культур зернового и зернокормового направлений. Эти сорта очень хорошо зарекомендовали себя в станционном конкурсном сортоиспытании и переданы в Государственное сортоиспытание.

Таким образом, в настоящее время использование различных форм синтетической селекции открывает очень широкие возможности для коренного улучшения культурных растений и выведения новых сортов, соединяющих положительные свойства различных

сортов, а часто и различных видов или даже родов культурных растений и их диких сородичей. Но скрещивание различных сортов или видов — важнейшая составная часть синтетической селекции — неизбежно разрушает основные особенности скрещиваемых форм и потом требуется много времени и сил для того, чтобы соединить положительные свойства исходных форм в новом гибридном сорте. Кроме того, некоторых из признаков и свойств, которые для селекционеров было бы очень желательно придать тому или иному сорту, вообще нет у тех близких и далеких родичей этого сорта, с которыми он может скрещиваться.

Использование спонтанных мутаций. Для преодоления трудностей, стоящих на пути разрешения такого рода задач при помощи синтетической селекции, многие исследователи уже довольно давно начали поиски новых методов селекции, которые позволяли бы обеспечить такое улучшение хороших старых сортов без скрещивания их с другими сортами путем выявления желательных признаков в пределах самих этих сортов. Вначале все надежды селекционеров на такое улучшение старых линейных сортов были связаны с выявлением и использованием спонтанных мутаций в пределах данного линейного сорта.

В связи с этим появилась и быстро получила широкое распространение своеобразная форма селекции — *повторный отбор* в чистых линиях и в линейных сортах. Таким путем, например, были получены желтый овес Кирша, выведенный путем повторного отбора из линейного сорта Свалефский желтый овес, ранний овес Пфлуга, полученный при помощи повторного отбора из линейного сорта Латвийский желтый, золотой овес Суккера № 1, происходящий от линейного сорта Золотой дождь и т. д.

Сорта, выведенные путем отбора спонтанных мутантов в чисто-линейных сортах, известны также у пшеницы, ячменя и многих других самоопыляющихся растений. Но спонтанные мутации возникают очень редко и большинство из них не те, которые нужны селекционеру для улучшения данного линейного сорта. Вследствие этого для выведения нового сорта путем повторного отбора в линейном сорте отбор приходится проводить в очень широких масштабах, но и при этом условии он часто оказывается совершенно бесплодным. Это зависит от того, что некоторые спонтанные мутации возникают настолько редко (1 на 1 000 000 или даже 1 на 100 000 000 гамет), что обеспечить масштабы, необходимые для выделения таких редких мутаций, селекционеры просто не имеют возможности. Успех селекции в таких случаях может быть только результатом счастливой случайности.

Индукрованный мутагенез. Вполне естественно, что когда генетиками было установлено резкое повышение частоты появления как хромосомных aberrаций, так и точковых мутаций при воздействии *X*-лучей, многие селекционеры начали работы в направлении использования *X*-лучей для экспериментального вызывания мутаций у культурных растений и использования их в селекции. Такие исследования еще в 1928 г. были начаты Л. Н. Делоне и А. А. Са-

пегиным в Советском Союзе, Нильссоном-Эле и Густафсоном (Gustafsson) в Швеции и Штуббе (Stubbe) в Германии и дали очень обнадеживающие результаты. Но когда Стадлер (Stadler, 1931) на основании своих обширных опытов по экспериментальному получению мутаций у ряда культурных растений пришел к заключению, что подавляющее большинство мутаций, возникающих под воздействием X -лучей, имеют резко пониженную жизнеспособность и не представляют никакой ценности для селекции, многие селекционеры прекратили эти работы.

В СССР еще более сильное влияние в том же направлении оказалась позиция Т. Д. Лысенко, который в 1948 г. на августовской сессии ВАСХНИЛ, в заключительном слове сказал: «Мы не отрицаем действия так называемых мутагенных веществ, но настойчиво доказываем, что подобного рода воздействия, проникающие в организм не через его развитие, не через процесс асимиляции и диссимиляции, лишь в редких случаях и только случайно могут привести к полезным для сельского хозяйства результатам. Это не путь планомерной селекции, не путь прогрессивной науки»¹. После этого все исследования по экспериментальному мутагенезу в Советском Союзе были полностью прекращены и вновь возобновились только в 1956 г.

Но ошибки отдельных ученых, вызванные как погрешностями их экспериментальных исследований, так и обусловленные ошибочными теоретическими рассуждениями, не могут остановить поступательное развитие науки, обусловленное все более и более полным познанием реально существующей действительности. Некоторые зарубежные селекционеры продолжали работы, направленные на использование экспериментального мутагенеза в селекции растений, и результаты их исследований в конце концов убедительно доказали полную несостоятельность всех выражений против использования индуцированных мутаций в селекции.

Особенно большое значение для окончательного выяснения этого вопроса имели исследования Нильссона-Эле и его ученика Густафсона на Свалефской селекционной станции. Эти исследования были начаты в 1928 г., успешно и непрерывно продолжались, в результате чего к 1945 г. было накоплено большое количество тщательно проверенных данных о большом положительном значении индуцированных мутаций в селекции растений.

Дальнейшее продолжение этих исследований полностью оправдало надежды, связанные с использованием индуцированных мутаций в селекции, и привело к получению ряда хозяйствственно ценных мутантов, а затем и новых коммерческих сортов. Так, у стандартного сорта ячменя Майя при облучении X -лучами были получены эректоидные мутанты с непоникающим колосом и повышенной прочностью соломины (рис. 130). Один из таких мутантов обладал

¹ О положении в биологической науке. Из кн.: «Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ». М., Огиз-Сельхозгиз, 1948, с. 516.

такими цennыми свойствами, что ему было присвоено название «Ячмень Паллас» и под этим названием он был выпущен в продажу в качестве нового сорта. Этот сорт обладает высокой способностью использовать азотные удобрения и лучше всего выявляет свои достоинства на хороших, богато удобренных почвах.

Аналогичные результаты с выделением хозяйственно ценных рентгеномутантов были получены также у пшеницы, овса, льна, сладкого люпина, сои, сурепки, белой горчицы и некоторых других культурных растений.

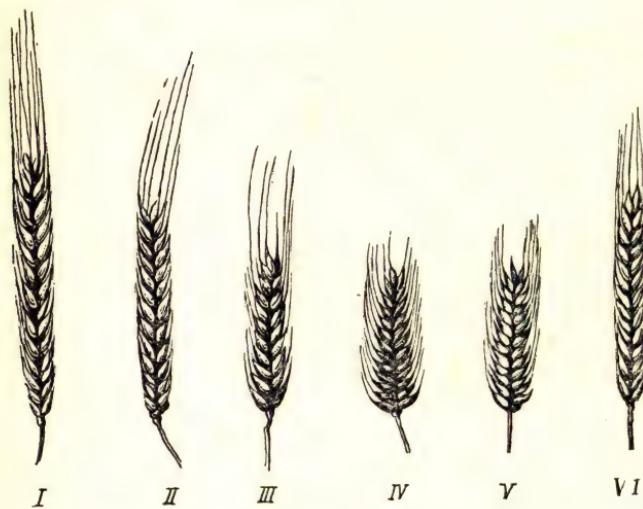


Рис. 130. Колосья ячменя сорта Майя (I) и различных мутантов (II—VII), полученных под действием рентгено-вских лучей (по Густафсону и Мак-Кей)

Далеко не во всех случаях ценные мутанты могут быть прямо использованы в качестве новых сортов. Нередко их предварительно приходится скрещивать с другими мутантами (или даже другими сортами) и только после этого удается найти выщепенцы, заслуживающие того, чтобы выделить их в качестве новых сортов. В таких случаях имеет место положительное взаимодействие двух различных методов — синтетической селекции и селекции, основанной на использовании индуцированных мутаций, позволяющее получить такие сорта, которые при помощи каждого из этих методов в отдельности получить совершенно невозможно.

В США обширные исследования, направленные на использование экспериментального мутагенеза в селекции растений, были проведены в 1951 г. в Брукхейзенской национальной лаборатории. При этом основное внимание было сосредоточено на получении и использовании мутантов с повышенной устойчивостью к различным болезням, с повышенной энергией роста, большей скороспелостью

и более высокой урожайностью. Выяснилось, что при облучении семян X-лучами и особенно тепловыми нейтронами наилучшие результаты достигаются в повышении устойчивости к различным грибным заболеваниям. Таким путем были получены новые сорта пшеницы, устойчивые к стеблевой ржавчине овса, устойчивые к стеблевой и коронарной ржавчине, и сорта ячменя, устойчивые к мучнистой росе. Эти сорта были в основном сходны с исходными, но отличались от них высокой устойчивостью к соответствующим заболеваниям — получили широкое распространение и дали существенный экономический эффект.

Высокая эффективность использования экспериментально вызываемых мутаций при получении сортов, устойчивых к определенным заболеваниям, вполне понятна. В этом случае при искусственно заражении селекционных посевов возбудителями соответствующих заболеваний (прием, широко применяемый при селекции на повышение устойчивости к грибным заболеваниям) неустойчивые растения отпадают сами собой и выделение единичных устойчивых растений, даже из очень большого количества неизмененных неустойчивых, не представляет существенных затруднений.

Когда в 1956 г. в Советском Союзе исследования по экспериментальному мутагенезу и использованию его в селекции растений вновь возобновились, вначале были тщательно учтены все достижения и ошибки, имевшие место в процессе такого рода исследований в других странах. В работу включались многие десятки энтузиастов, которые, несмотря на многочисленные трудности, сумели широко и успешно развернуть теоретические исследования и селекционную работу в этом направлении.

Сейчас получением индуцированных мутаций у самоопыляющихся растений в целях использования их в селекции в СССР занимается ряд научных коллективов. Советскими селекционерами уже получены хозяйственно ценные мутации у пшеницы, ячменя, гороха, томатов, сои и других культур. При помощи экспериментального мутагенеза выведены новые сорта хлопчатника, фасоли и люпина, которые успешно прошли станционное конкурсное сортоиспытание и переданы в Государственное сортоиспытание.

В настоящее время наши представления о способах действия мутагенов и о наиболее рациональных способах выделения индуцированных мутантов в значительной мере углублены и уточнены. Как уже отмечалось, кроме ионизирующей радиации существуют еще физические факторы и химические вещества с резко выраженным мутагенным действием, и у многих из них оно очень различное. Для селекции эти различия имеют существенное значение и правильный выбор мутагенного фактора во многом определяет успех последующей селекционной работы, основанной на использовании индуцированных мутаций.

Большое значение для такого типа селекции имеет и правильный выбор способа отбора, используемого для выделения жела-

тельных для селекционера индуцированных мутаций. У самоопыляющихся растений с этой целью фактически применялись три разных способа отбора: 1) использование для посева и выделения мутаций всех семян, получаемых в результате самоопыления растений I_1 (растений, образующихся из обработанных мутагенами семян); 2) использование для посева и поисков мутантов только по 1 зерну от каждого растения I_1 ; 3) использование 3—4 семян от каждого растения I_1 .

При первом способе существенно сокращается количество семей I_2 , в которых проводятся поиски рецессивных мутаций. При втором — количество семей I_2 максимально большое, но вероятность выделения мутантов в каждой изучаемой семье резко уменьшается, и многие семьи, заключающие мутации, принимаются за лишенные мутаций и бракуются. И, наконец, при третьем способе отбора и число изучаемых семей может быть сделано достаточно большим и шансы на обнаружение мутаций, если они в соответствующей семье имеются, достаточно высокие. Поэтому в большинстве случаев можно рекомендовать третий способ отбора, дополненный сохранением остатков семян всех семей (семян отдельных растений I_1), образцы которых высеваются для первоначального изучения с тем, чтобы на следующий год высевать остатки тех семей, у которых при первоначальном изучении будут обнаружены мутации.

Характерная особенность мутационной селекции, основанной на использовании индуцированных мутаций, заключается в том, что она, сохранив основные особенности аналитической селекции (отбор в пределах потомства одной исходной формы, а не в гибридном потомстве), вместе с тем не ограничивает селекционера признаками и свойствами, существовавшими в пределах исходной популяции, и позволяет создавать сорта с совершенно новыми хозяйственными цennыми признаками и свойствами, возникающими в процессе селекции под влиянием мутагенных факторов.

Давая общую оценку мутационной селекции, нужно отметить, что это прогрессивный новый метод селекции, уже давший довольно существенные практические результаты. В ближайшем будущем удельный вес мутационной селекции должен значительно увеличиться и наиболее существенные, практически важные достижения этой формы селекции у самоопыляющихся растений пока еще остаются делом будущего.

Гетерозисные гибриды у пшеницы. С использованием гетерозиса связан еще один новый метод селекции самоопыляющихся растений. Как уже отмечалось, основные особенности биологии размножения самоопыляющихся растений обусловливают быстрый переход в гомозиготное состояние всех вновь возникающих мутаций и высокую гомозиготность растений, составляющих популяции самоопылителей. Это в свою очередь обусловливает отсутствие летальных и полулетальных рецессивных мутаций в генофондах таких популяций и практически полное отсутствие гетерозиса (гибридной мощности). Но исследование экспериментально полученных гибри-

дов у ряда самоопыляющихся растений показало, что у таких гибридов резко выражен гетерозис. В связи с этим встал вопрос о систематическом получении и практическом использовании его в селекции самоопылителей, особенно пшеницы. Решение этого вопроса намечается в следующей форме: 1) выведение у лучших сортов пшеницы линий с цитоплазматической мужской стерильностью и линий-закрепителей, скрещивание с которыми обеспечивает непрерывное сохранение стерильных линий; 2) выведение у других хороших сортов пшеницы, дающих резко выраженный гетерозис при скрещивании с линиями с цитоплазматической стерильностью, линий-восстановителей, дающих фертильные гибриды при скрещивании с линиями с цитоплазматической мужской стерильностью; 3) посев стерильных линий и линий-восстановителей чередующимися рядками и раздельная уборка семян с этих рядков; 4) передача семян, собранных со стерильных растений, для промышленных посевов в целях использования высокой урожайности гибридов, обусловленной гетерозисом (рис. 131).

Большая работа в этом направлении проводится селекционерами Канады. Ими уже получены у некоторых лучших сортов линии с цитоплазматической мужской стерильностью, линии-закрепители и линии-восстановители к стерильным линиям и подобраны комбинации скрещиваний между этими линиями, дающие гибриды с резко выраженным гетерозисом. Но осуществить экономически рентабельную систему получения гибридных семян таких гетерозисных гибридов пшеницы канадским селекционерам пока не удалось.

Исследовательские работы в этом направлении развернуты и в Советском Союзе, но осуществить получение гибридных семян пшеницы в широких масштабах еще не удалось. Есть много оснований считать, что трудности, стоящие на пути этого нового направления селекции, будут преодолены и в будущем гибридная гетерозисная пшеница в такой же мере повысит урожай этой культуры, в какой двойные линейные гибриды повысили урожай кукурузы.



Рис. 131. Использование цитоплазматической стерильности в селекции пшеницы. А — размножение аналога с цитоплазматической стерильностью у пшеницы; Б — получение гибридных семян для производственных посевов. I, III, IV — стерильный аналог; V — фертильный аналог — восстановитель; VI — семена гетерозисного гибрида

СЕЛЕКЦИЯ ПЕРЕКРЕСТНООПЫЛЯЮЩИХСЯ РАСТЕНИЙ

Вторую большую группу культурных растений составляют перекрестноопыляющиеся растения, имеющие приспособления, которые препятствуют самоопылению и содействуют перекрестному опылению. Довольно часто самоопыление не исключается полностью, а сохраняется в качестве последнего резерва на тот случай, когда в силу тех или иных причин перекрестное опыление оказалось невозможным.

Резкое преобладание перекрестного опыления обусловливает высокую гетерозиготность популяций перекрестников и накопление в их генофонде значительного количества различных рецессивных мутаций (в том числе многих полулетальных и летальных). Сложная гетерозиготность таких популяций обусловливает у них резко выраженный гетерозис, а летальные и полулетальные мутации вызывают резкую депрессию при случайному или принудительном самоопылении и даже при скрещиваниях в сравнительно близких степенях родства.

Для предотвращения такой депрессии у многих перекрестноопыляющихся растений помимо препятствующих самоопылению приспособлений есть такие, которые препятствуют скрещиваниям в сравнительно близких степенях родства. Эти препятствия обычно бывают связаны с самонесовместимостью или с различными формами перекрестной несовместимости пыльцевых трубок, с одной стороны, и рыльца и тканей столбика с другой. Несовместимость определяется особыми генами, которые обозначаются буквой *S* и цифровым значком $S_1 S_2 S_3 S_4$ и т. д. При одинаковых генах в пыльцевой трубке и в тканях столбика, например S_1 в пыльцевой трубке и $S_1 S_2$ в тканях столбика, сочетание оказывается несовместимым и оплодотворения не происходит, а при разных генах в пыльцевой трубке и в тканях столбика, например S_1 в пыльцевой трубке и $S_2 S_3$ в тканях столбика, сочетание оказывается совместимым и оплодотворение осуществляется.

Два типа несовместимости. Существует два основных типа несовместимости (Elliott, 1961): 1) свойственный растениям с трехъядерной пыльцой, 2) свойственный растениям с двухъядерной пыльцой. При первом типе несовместимости зрелая пыльца бедна ростовыми веществами, так как их запасы расходуются при делении генеративного ядра. В связи с этим несовместимость определяется неспособностью пыльцевых зерен произвести достаточное количество фермента, растворяющего кутикулу рыльца, и обеспечить проникновение пыльцевой трубки в ткань столбика. Так как образование этого фермента зависит от генотипа того растения, на котором образуется пыльца (отцовского растения), то совместимость или несовместимость сочетания зависит от генотипа диплоидного растения, который определяет наличие или отсутствие достаточно-го количества фермента, необходимого для растворения кутикулы

рыльца материнского растения, а не от генотипа гаплоидной пыльцевой трубки. Второй тип свойствен растениям с двухъядерной пыльцой. При втором типе несовместимости зрелые пыльцевые зерна богаты ростовыми веществами, которые легко растворяют кутикулу рыльца и обеспечивают проникновение пыльцевых трубок в ткань столбика. Несовместимость сочетаний проявляется в несоответствии генотипов пыльцевых трубок и клеток ткани столбика и зависит, таким образом, от генотипа самой гаплоидной пыльцевой трубки.

Описанные приспособления связаны с обеспечением возможно более полной панмиксии (гр. *рап* — все + *mixtus* — смешанный — все охватывающее смешивание), что имеет большое положительное значение в борьбе за существование, так как у перекрестноопыляющихся растений депрессия и проявление леталей и полулеталей имеет место не только при самоопылении, но и при скрещиваниях в сравнительно близких степенях родства. Все это очень важно учитывать при разработке методов селекции перекрестноопыляющихся растений и практическом проведении селекции у таких растений.

При аналитической селекции у перекрестноопыляющихся растений применяется как массовый, так и индивидуальный отбор. Но у перекрестников массовый отбор имеет более существенное значение, чем у самоопылителей, и его влияние оказывается совсем другим. У самоопылителей массовый отбор приводит к выделению из всего многообразия таких линий, входящих в состав исходного сорта-популяции, ограниченного количества лучших чистых линий.

Массовый отбор. У перекрестноопыляющихся растений при массовом отборе выделяется ограниченное количество фенотипически лучших гетерозиготных растений, причем семена их происходят от неизвестных селекционеру отцовских растений. Вследствие этого генофонд отборной популяции ограничивается в значительно меньшей мере, чем фенотип отбираемых растений. Поэтому однократный массовый отбор у перекрестноопыляющихся растений малоэффективен. Но многократный массовый отбор у перекрестноопыляющихся растений высоко эффективен и может продолжаться в течение многих поколений, все время давая дополнительное улучшение в желательном для селекционера направлении. Таким путем были созданы широко распространенные сорта. Но создаваемые путем массового отбора сорта перекрестноопыляющихся растений неустойчивы и нуждаются в непрерывном поддерживающем отборе, так как без такого дополнительного отбора они свои ценные свойства сравнительно быстро утрачивают.

Существенная трудность при проведении массового отбора у перекрестноопыляющихся растений заключается в опасности включения в создаваемый сорт-популяцию растений сравнительно близких степеней родства, что может привести к депрессии и появлению большого количества уродливых и стерильных растений.

Самоопыленные линии. В связи с большими успехами, достигнутыми в селекции самоопыляющихся растений выделением чистых

линий и созданием линейных сортов, многие селекционеры попытались и у перекрестноопыляющихся растений разработать методику селекции, аналогичную линейной селекции у самоопылителей. Для этой цели получали самоопыленные линии путем принудительного самоопыления перекрестноопыляющихся растений в течение многих поколений (рожь, подсолнечник, кукуруза и др.). Выяснилось, что после принудительного самоопыления в течение 5—6 поколений фенотипическая и генотипическая однородность самоопыленных линий действительно повышается, но фертильность и жизнеспособность их резко снижается. Одни линии становятся настолько бесплодными, что дальнейшее их размножение оказывается невозможным, а другие хотя и сохраняются, но настолько ослаблены, что полностью теряют хозяйственное значение.

Настойчивые усилия ряда селекционеров как-то устранить или хотя бы ослабить эту депрессию, неизменно появляющуюся при принудительном самоопылении перекрестноопыляющихся растений, закончились полной неудачей. В связи с этим сложилось и получило широкое распространение убеждение, что резкое угнетение самоопыленных линий неустранимо, и успешное использование принудительного самоопыления (инбридинг, или инцукт) в селекции перекрестноопыляющихся растений невозможно. Основные усилия как теоретиков, так и селекционеров-практиков были направлены на разработку у перекрестноопыляющихся растений таких методов селекции, которые позволили бы в полной мере использовать достоинства индивидуального отбора и вместе с тем избегнуть депрессии, появляющейся при принудительном самоопылении и скрещиваниях в сравнительно близких степенях родства. К таким методам относятся семейный отбор и особенно метод половинок.

Семейный отбор и метод половинок. При семейном отборе семена исходного сорта высеваются на равных расстояниях в совершенно одинаковых условиях в питомнике исходного материала и среди растений этого питомника по интересующим селекционера признакам отбираются лучшие растения. На следующий год семена этих отборных растений высеваются на изолированном участке отдельными рядами (каждый рядок семенами отдельного растения) в селекционном питомнике первого года, где проводится тщательное сравнение различных делянок между собой и отдельных растений в пределах делянок. Худшие делянки целиком бракуются, а на лучших делянках с лучших растений собираются семена, которые на третий год высеваются отдельными рядками в селекционном питомнике второго года и так в течение ряда лет. Семейный отбор позволяет получать потомство только от отборных растений, высеваемых в селекционном питомнике, и благодаря этому ежегодно получать довольно значительные сдвиги в желательном для селекционера направлении.

При простом семейном отборе семена отбираемых лучших растений происходят от опыления, в котором участвуют все растения селекционного питомника, в том числе и худшие, которые затем бракуются. Вследствие этого эффективность отбора существенно

снижается, и улучшение происходит очень медленно. Это вредное влияние худших растений можно отчасти устранить путем ранней браковки и уничтожения нежелательных растений до начала цветения. Но даже и в таких случаях неблагоприятное влияние пыльцы худших растений, достигающих фазы цветения, в какой-то мере сохраняется, так как полная ранняя браковка трудно осуществима.

Для устранения этого основного недостатка простого семейного отбора и был разработан метод половинок. Сущность его в том, что из семян отборных растений в первый год высевается только половина и такие делянки используются для оценки семей и браковки худших из них, но даже на лучших делянках семена не собираются. На следующий год вторая половина семян лучших семей (хранившаяся в пакетах) высевается в селекционном питомнике и используется как для дополнительного изучения и отбора, так и для сбора семян. В результате в образовании семян отборных растений пыльца растений худших семей не участвует, так как они бракуются в первый год отбора при посеве первой половины изучаемых семей и не высеваются на второй год.

Благодаря этому улучшение селектируемых семей совершается значительно скорее, чем при обычном семейном отборе, так как растения отборных семей происходят от хороших родителей как со стороны матери, так и со стороны отца.

Технику семейного отбора, осуществляемого методом половинок, можно кратко описать следующим образом. В питомнике исходного материала выделяются лучшие растения, и семена каждого из них убираются отдельно (в отдельные пакеты). На следующий год половина семян каждой семьи (семян, собранных с отдельных растений) высевается в селекционном питомнике первого года отбора. В этом питомнике производится тщательное изучение семей и худшие бракуются, но ни в худших, ни в лучших семена не используются для продолжения селекционной работы.

В третий год сохранившаяся половина семян семей, признанных лучшими в результате изучения, проведенного в селекционном питомнике первого года, высевается в селекционном питомнике второго года. В этом питомнике проводится дополнительное изучение и некоторые семьи бракуются, но у большей части семей собираются семена (при некоторых вариациях методики семена собираются с лучших растений лучших семей).

На четвертый год от каждой семьи третьего года половина семян высевается в селекционном питомнике первого года, где проводится изучение и браковка семей, но семена для продолжения селекционной работы опять не собираются даже с лучших семей.

На пятый год сохранившаяся половина семян лучших семей четвертого года высевается в селекционном питомнике второго года, где проводится их изучение и собираются семена для продолжения селекции в последующих поколениях. Затем отбор продолжается таким же образом в ряде последовательных циклов отбора.

Ясно, что при семейном отборе, проводимом при помощи метода

половинок, селекция продолжается вдвое дольше, чем при простом семейном отборе (каждый цикл отбора занимает два года вместо одного). Но этот недостаток метода половинок с лихвой окупается благодаря тому, что каждый цикл отбора (вследствие отсутствия вредного влияния пыльцы худших семей) дает значительно более существенное улучшение семей, чем каждый цикл простого семейного отбора.

В целом за одинаковые промежутки времени семейный отбор, проводимый при помощи метода половинок, дает более быстрое улучшение семей в желательном для селекционера направлении, чем простой семейный отбор. Устойчивость получаемых сортов значительно более высокая.

Большая часть лучших современных сортов у многих перекрестьноопыляющихся растений получена именно путем семейного отбора, осуществляющегося методом половинок.

Примером плодотворного использования и значительного усовершенствования семейного отбора, проводимого при помощи метода половинок, могут служить многолетние плодотворные исследования Василия Степановича Пустовойта по выведению новых высокомасличных сортов подсолнечника. Эти исследования были начаты еще в 1912 г. на вновь организованном опытном поле «Круглик» (вблизи Краснодара) и затем продолжались непрерывно более 55 лет.

Исходным материалом для селекции послужили местные кубанские сорта подсолнечника, которые содержали в семянках 28—32% жира. Первоначально селекция проводилась в направлении повышения устойчивости этих сортов к подсолнечниковой моли и заразихе. Но с 1925 г. основным направлением селекции подсолнечника стало повышение у вновь выводимых сортов масличности семян. Эта селекция опиралась на разработанный одним из сотрудников В. С. Пустовойта С. В. Рутковским новый способ массового определения масличности (метод определения сухого остатка), который открыл возможность для проведения индивидуального отбора на масличность и на разработанную В. С. Пустовойтом оригинальную методику семейного отбора при помощи метода половинок.

Методика Пустовойта позволяет избежнуть угнетения, наступающего у перекрестников при близкородственном разведении, и вместе с тем полностью использовать положительные наследственные свойства отборных форм, выявляемые после тщательной проверки их потомства.

При этой методике семена каждой семьи разделяются на три порции (а не две как при классическом методе половинок) и каждый цикл отбора продолжается три года.

Техническое оформление этой методики кратко можно описать следующим образом. В первый год в питомнике исходных форм на одинаковых расстояниях друг от друга высевается 10—15 тысяч родоначальных растений, среди которых проводится отбор и выделяется 1000—1200 лучших растений. Семена этих отборных растений разделяются на три одинаковых порции (рис. 132).

Во второй год у всех семей одна из этих порций высевается в селекционном питомнике первого года изучения, где проводится тщательное изучение этих семей и сравнение их как между собой,

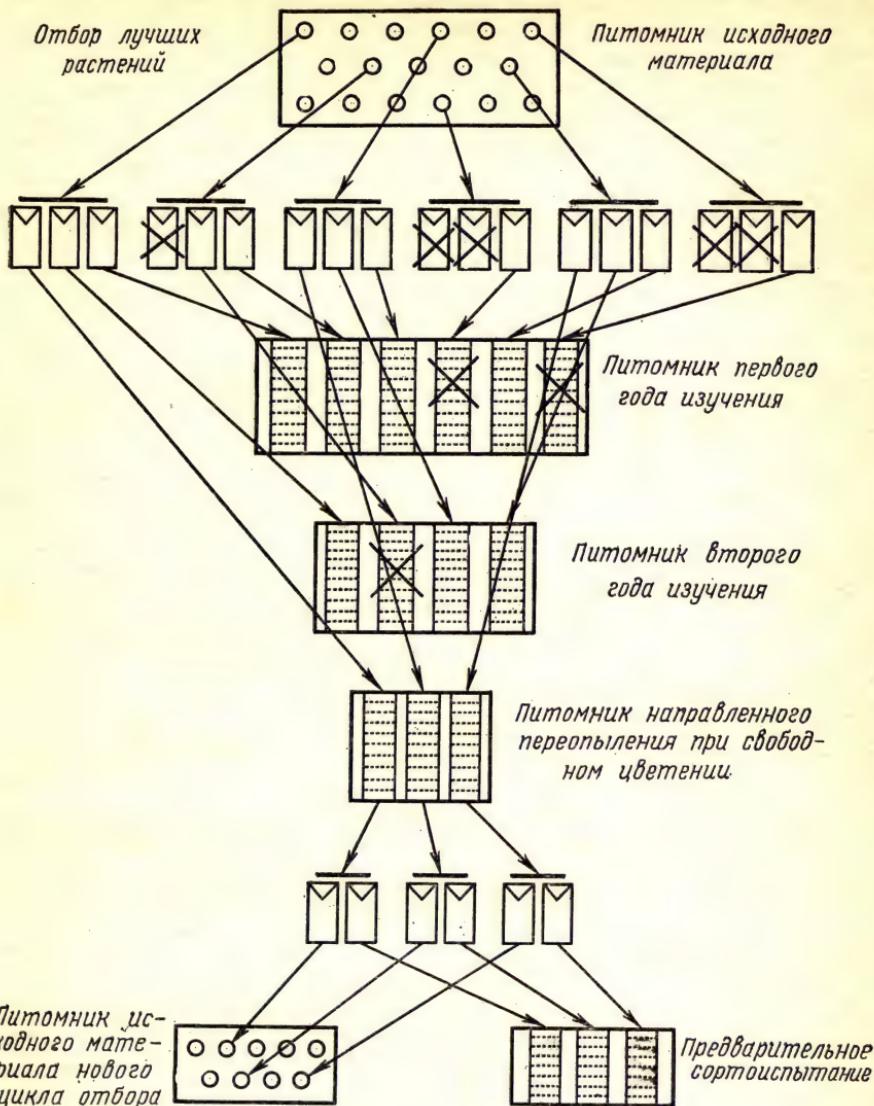


Рис. 132. Методика семейного отбора при помощи метода половинок у подсолнечника, разработанная В. С. Пустовойтом (по Пустовойту)

так и с лучшим районированным сортом-контролем. На основании данных полевых исследований и лабораторных анализов выявляются лучшие номера (лучшие семьи), превосходящие сорт-контроль.

На третий год вторые порции семян лучших номеров высеваются в питомнике второго года изучения, причем количество номеров, поступающих в этот питомник, составляет обычно 15—20% от количества изучавшихся в питомнике первого года. В питомнике второго года изучения проводится еще более тщательное изучение номеров высеваемых семян по тем же признакам, которые исследовались в питомниках первого и второго года изучения, выявляются семена лучших номеров, которые (после комплектования из них групп по основным признакам) включаются в питомник направленного переопыления при свободном цветении.

На четвертый год третьи порции семян семей, признанных лучшими на основании двухлетнего изучения, высеваются в питомнике направленного переопыления. При этом из 10—15 тысяч родонаучальных растений в питомник направленного переопыления попадают потомства только 10—50 растений, показавших наилучшие результаты при двухлетнем испытании их потомств.

В этом питомнике потомства отборных растений высеваются отдельными рядками и проводится 4—5 жестких прочисток, во время которых удаляются все растения, имеющие отрицательные признаки: ветвистые, пораженные заразихой, высокорослые, с рыхлым расположением семян в корзинке и т. д.

Вследствие этого в питомнике направленного переопыления при свободном цветении растения могут быть опылены пыльцой только от хорошего отцовского родителя, так как плохих родителей в этом питомнике нет.

При созревании подсолнечник убирают по номерам, причем семена каждого растения в пределах номера помещают в отдельные пакеты.

После лабораторных анализов часть семян отобранных корзинок выбраковывают, а семена остальных разделяют на две порции и используют для двух целей: одну часть объединяют, создавая из них фонд семян данного номера (кандидата в новый сорт), а другую используют для нового цикла отбора.

Номера, успешно прошедшие конкурсное сортоиспытание, получают сортовые названия и передаются в Государственное сортоиспытание. Эта система обеспечивает постоянное повышение масличности на 1,5—2% за трехлетний цикл отбора и уже дала повышение масличности за 30 лет селекционной работы с 30—32 до 50—52%.

Методика отбора, разработанная В. С. Пустовойтом, на первый взгляд может показаться очень медлительной, так как в ней каждый цикл отбора продолжается три года. Но в действительности она исключительно эффективна и в конечном счете за одинаковые промежутки времени дает значительно большее улучшение отбираемых семян, чем простой семейный отбор или семейный отбор, основанный на методике половинок. Это зависит от того, что все плохие и посредственные номера выбраковываются особенно полно и в питомнике направленного переопыления совершенно отсутствует пыльца не только плохих, но и посредственных номеров.

Сорта подсолнечника, выведенные В. С. Пустовойтом при помощи этой методики, высеваются в СССР на площади свыше 3,8 млн. га (1966) и обеспечивают ежегодно дополнительный сбор около 0,5 млн. т растительного масла¹. Исключительно высокая масличность и другие ценные качества этих сортов получили широкое признание в Румынии, Болгарии, Югославии, Венгрии, Канаде, где они высеваются на площади около 1 млн. га. Особенno ценятся они в Канаде, где все площади, занятые подсолнечником, засеваются этими сортами.

Экспериментальная полиплоидия. Экспериментальная полиплоидия, и в частности получение автополиплоидных форм, в селекции перекрестноопыляющихся растений играет более важную роль, чем в селекции самоопылителей. Объясняется это, по-видимому, тем, что высокая гетерозиготность сортов и популяций перекрестноопыляющихся растений предотвращает стерильность, свойственную многим автополиплоидам самоопылителей и вместе с тем обуславливает достаточно сильную изменчивость автополиплоидов, открывающую возможность для успешного проведения у них отбора.

Хорошим примером экспериментально полученных автополиплоидов у перекрестноопыляющихся растений может служить тетраплоидная гречиха, полученная В. В. Сахаровым еще в 1944 г. путем воздействия колхицином на прорастающие семена. Первоначально эта гречиха имела низкую плодовитость, но путем настойчивого отбора наиболее плодовитых растений, проводившегося в течение ряда лет, ее плодовитость была резко повышена и получен новый крупносемянный, плодовитый и высокоурожайный сорт тетраплоидной гречихи.

Примерно такая же картина наблюдается и у ржи. *Тетраплоидная форма Петкусской ржи* сразу после ее получения имела довольно высокую стерильность, неправильное течение мейозиса и в ее потомстве довольно часто возникали различные анеуплоиды. Но после проводившегося в течение 6 лет отбора на повышение плодовитости фертильность ее резко повысилась, количество неправильностей в мейозисе сократилось, а число анеуплоидов в потомстве резко уменьшилось².

То же имело место и у ряда автотетраплоидов других сортов ржи, полученных А. Мюнцингом. Наиболее интересными оказались автотетраплоиды, полученные у сорта Стальная рожь, которые отличались более высокой способностью семян к прорастанию, более высокой урожайностью, более крупными семенами и хорошими хлебопекарными качествами. В связи с этим тетраплоидная Стальная рожь была размножена и выпущена в коммерческую продажу в качестве нового сорта. В течение ряда лет этот сорт широ-

¹ Пустовойт В. С. Селекция и семеноводство подсолнечника. Избр. тр., М., «Колос», 1966, с. 342—357.

² Селекция на повышение урожайности тетраплоидной Петкусской ржи была начата в Вагенингене в 1947 г. и к 1953 г. привела к увеличению урожайности на 60—75% (Elliott, 1958).

ко выращивался в южной Швеции, но дальнейшему распространению его помешало то обстоятельство, что мельницы оказались неприспособленными к перемалыванию крупных зерен тетраплоидной ржи и мельники стали отказываться принимать их в размол.

При сортоиспытании и выращивании в производственных условиях как тетраплоидной гречихи, так и тетраплоидной ржи необходимо строго соблюдать пространственную изоляцию от посевов диплоидных сортов этих культур, так как в противном случае гаплоидная пыльца диплоидов участвует в оплодотворении диплоидных яйцеклеток тетраплоидов и дает начало триплоидным зародышам и недоразвитому пентаплоидному эндосперму, которые в совокупности образуют щуплые abortивные семена, в то время как при отсутствии гаплоидной пыльцы диплоидов и тетраплоидная гречиха, и тетраплоидная рожь дают хорошие урожаи крупных, полновесных семян. Так, по наблюдениям Д. Ф. Лихваря, отборная тетраплоидная рожь с повышенной плодовитостью при посеве ее вблизи диплоидной ржи завязывает много abortивных семян и имеет очень низкую урожайность. Но та же тетраплоидная рожь при посеве ее вдалеке от посевов диплоидной ржи совсем не образует abortивных семян и дает урожаи почти 50 ц/га. Это обстоятельство очень затрудняет сортоиспытание тетраплоидных сортов, так как посев диплоидных и тетраплоидных сортов на соседних делянках невозможен.

Для ржи из этого затруднения был найден выход в посеве диплоидных и тетраплоидных сортов на двух различных изолированных участках и использовании в качестве контроля озимой пшеницы. Сравнение урожайности диплоидных и тетраплоидных сортов ржи путем сопоставления с урожаями пшеницы на соседних контрольных делянках дает возможность использовать преимущества первого метода при сравнении друг с другом урожайности диплоидных и тетраплоидных сортов ржи. Для гречихи же это затруднение остается неустранимым и потому точные сравнительные данные об урожайности диплоидной и тетраплоидной гречихи до сих пор отсутствуют.

Ценные результаты были получены и с экспериментально полученными триплоидами перекрестноопыляющихся растений. Примером могут служить *триплоидные арбузы*, полученные Х. Кихарой. У диплоидного арбуза число хромосом $2n=22$, а у экспериментально полученных тетраплоидных форм соматическое число хромосом 44. При скрещивании тетраплоидных форм (φ) с диплоидными сортами (δ) сравнительно легко могут быть получены триплоидные семена, которые, однако, имеют слабо развитый эндосперм и твердую семенную оболочку, мешающую прорастанию. Чтобы обеспечить прорастание триплоидных семян, необходимо осторожно удалить часть семенной кожуры, что значительно увеличивает прорастание семян. У триплоидных растений во время редукционного деления, как правило, образуется 10—11 тривалентов, расхождение которых приводит к возникновению ядер диад, обычно имеющих от 15 до 18 хромосом.

После II деления мейозиса вместо четырех совершенно одинаковых клеток тетрад образуются уродливые и нежизнеспособные клетки множественных спорад, или гигантских нередуцированных пыльцевых зерен.

Макроспорогенез у триплоидов, по-видимому, протекает столь же неправильно, как и микроспорогенез, и образующиеся анеупloidные яйцеклетки в подавляющем большинстве случаев нежизнеспособны. В связи с этим триплоиды высокостерильны, и жизне-

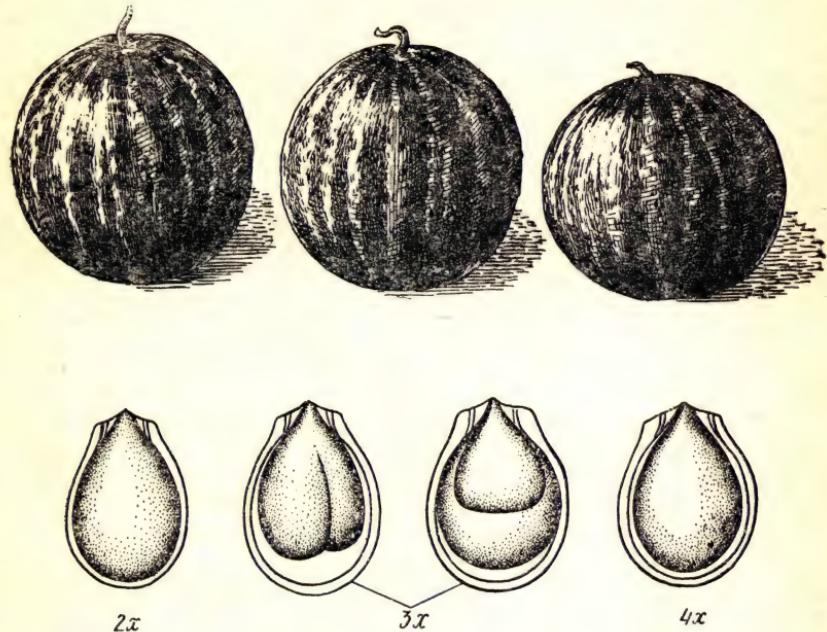


Рис. 133. Внешний вид и семена плодов диплоидных и тетраплоидных растений арбуза и их триплоидного гибрида (по Кихара)

способные семена у них (даже при опылении пыльцой диплоидных растений) образуются только в очень редких случаях. Как правило, триплоидные растения вместо настоящих семян образуют мелкие белыеrudimentарные семена, столь же съедобные, как и неспелые семена огурцов (рис. 133). Бессемянные, партенокарпические, плоды у триплоидных арбузов образуются в большом количестве, и урожайность триплоидов в 1,5—2 раза выше, чем диплоидов. В связи с высоким качеством плодов (бессемянность), высокой урожайностью и повышенной устойчивостью к вилту — наиболее опустошительной болезни арбузов в Японии — триплоидные арбузы получили там широкое распространение.

Наиболее ярким примером селекционного использования экспериментально получаемых триплоидов могут служить *триплоидные гибриды сахарной свеклы*.

Шлессер (Schloesser, 1951) на Клейнванцлебенской опытной станции получил тетраплоидный сорт сахарной свеклы Клейнванцлебенская поли. При испытании его выяснилось, что в соке содержится значительно большой процент сахара и меньше вредного азота, но урожай корней получается значительно меньше. В итоге сбор сахара в центнерах на гектар мало отличается от такового у лучших диплоидных сортов. Сорт Клейнванцлебенская поли был все же выпущен в продажу в связи с тем, что он позволяет получать такое же количество сахара с гектара, как и лучшие диплоидные сорта, но при переработке значительно меньшего количества корней, и дает больший выход ботвы, используемой в животноводстве. Особенно большого успеха сорт не имел.

Когда путем скрещивания тетраплоидных форм с диплоидными сортами получили триплоидные гибриды сахарной свеклы, было установлено, что такие гибриды имеют содержание сахара в соке столь же высокое, как и у тетраплоидов, при урожае корней, не уступающем урожайности лучших диплоидных сортов. Вследствие этого сбор сахара с гектара у триплоидных гибридов оказался значительно более высоким, чем у диплоидных и у тетраплоидных сортов. В связи с этим в Австралии, Бельгии, Польше, Венгрии и других странах было организовано получение триплоидных гибридов и лучшие из них получили широкое распространение в производственных посевах фабричной сахарной свеклы. Триплоидные гибриды получают обычно путем совместной высадки семенников соответствующих сортов тетраплоидной и диплоидной сахарной свеклы чередующимися рядками в соотношении 3 доли тетраплоидов к 1 доле диплоидов. Такой способ семеноводства при использовании для посева только семян, собираемых с тетраплоидов, позволяет получать в производственных посевах 65—80% триплоидных растений и 20—35% диплоидных. При использовании для получения семян триплоидных гибридов тетраплоидных форм с цитоплазматической мужской стерильностью процент триплоидных растений можно значительно увеличить.

Важно отметить, что у триплоидных гибридов отсутствует отрицательная корреляция между размерами корня и содержанием сахара в соке и можно получать крупные корни с высоким содержанием сахара в соке. Это обстоятельство вызвало у селекционеров и свекловодов очень большой интерес к триплоидным гибридам.

Триплоидная сахарная свекла имеет более длинный вегетационный период, чем диплоидная. Поэтому триплоидные гибриды сахарной свеклы дают значительное увеличение сборов сахара в странах с достаточно влажным и теплым климатом (Франция, Польша и т. д.) и мало отличаются от диплоидных сортов в северных странах с коротким вегетационным периодом (Финляндия).

При пробных посевах, выведенных в Западной Европе триплоидных гибридов сахарной свеклы в некоторых районах СССР были получены сборы сахара с гектара более низкие, чем у лучших диплоидных сортов. Это было следствием того, что для гибридов явно не хватало осадков и указывало на необходимость выведения мест-

ных триплоидных гибридов сахарной свеклы, хорошо приспособленных к климатическим условиям Советского Союза.

В связи с этим в 1958 г. по инициативе Н. П. Дубинина была создана группа исследователей под руководством А. Н. Луткова для получения сначала тетраплоидных форм, а затем и триплоидных гибридов у ряда лучших отечественных сортов сахарной свеклы. В сравнительно короткий срок (за 3—4 года) такие тетраплоидные формы и триплоидные гибриды были созданы и проверка их показала, что в южных районах Советского Союза они дают значительное увеличение сборов сахара с гектара (от 10 до 20%) сравнительно с лучшими диплоидными сортами сахарной свеклы. Эти триплоидные гибриды сахарной свеклы в связи с их более высокой скороспелостью и засухоустойчивостью очень перспективны.

Практически важные автотетраплоидные и триплоидные формы получены и у ряда других перекрестноопыляющихся растений. Тетраплоидный красный клевер и тетраплоидный турнепс могут служить примерами новых автополиплоидных сортов, полученных при помощи экспериментальной полипloidии.

Синтетическая селекция, основанная на получении отдаленных гибридов, у перекрестноопыляющихся растений также имеет довольно существенное значение. Интересным примером этой формы селекции являются *амфидиплоидные гибриды*, полученные путем скрещивания пшеницы и ржи, т. е. растения самоопылителя с растением перекрестником. Такие гибриды получаются довольно легко и были получены неоднократно. Так, при скрещивании гексаплоидной мягкой пшеницы ($2n=42$) с диплоидными сортами ржи ($2n=14$) образуются 28-хромосомные амфигаплоидные гибриды, стерильность которых зависит от отсутствия конъюгации хромосом и совершенно неправильного характера редукционного деления. Удвоение числа хромосом у таких гибридов при помощи колхицина приводит к возникновению амфидиплоидных 56-хромосомных гибридов, у которых полная парность хромосом и вполне нормальное редукционное деление. Но плодовитость у них восстанавливается далеко не полностью, и урожаи едва достигают 50% урожаев исходных форм.

Тщательное изучение биологии цветения ржано-пшеничных амфидиплоидов показало, что строение цветков у них очень хорошо приспособлено к самоопылению (свойство, полученное от пшеницы). Вместе с тем в генотипе этих гибридов много летальных и полулетальных генов, полученных от ржи. Поэтому размножение ржано-пшеничных амфидиплоидов происходит путем самоопыления, но это естественное самоопыление сопровождается появлением значительного количества нежизнеспособных растений и депрессией, подобной депрессии при принудительном самоопылении у перекрестноопыляющихся растений. Избавиться от этой стерильности и депрессии можно, по-видимому, только путем длительного и настойчивого отбора в течение многих поколений.

Положение вещей резко изменилось, когда для скрещивания были использованы самоопыленные линии ржи, у которых леталь-

ные и полулетальные гены уже были удалены в процессе инсухтирования. Полученные таким образом амфидиплоидные ржано-пшеничные гибриды обладали высокой fertильностью и с самого начала оказались очень ценным материалом для селекции. Этот пример очень ясно показывает, какое большое значение имеет соответствие основных особенностей биологии размножения исходных форм и как важно правильно учитывать их при получении амфидиплоидных гибридов путем скрещивания далеких форм с различными особенностями биологии размножения.

Гетерозисные линейные гибриды. Синтетическая селекция, основанная на скрещивании близких форм, у перекрестноопыляющихся растений в течение долгого времени была в зачаточном состоянии. При скрещивании близких сортов-популяций характер расщепления гибридной популяции сравнительно мало отличается от характера расщепления ее исходных форм и использование такой гибридной популяции для выведения нового сорта дело сложное и трудное.

Расцвет синтетической формы селекции оказался возможным только после радикального изменения понятия сорта и резкого изменения системы семеноводства перекрестноопыляющихся растений, связанного с выведением самоопыленных линий и использованием для производственных посевов гетерозисных линейных гибридов (если первоначально считалось, что сорт должен сохранять свои свойства в потомстве, то линейные гибриды дали начало «сортам», которые не воспроизводят себя в потомстве и для сохранения ценных свойств которых их нужно каждый раз получать заново, путем скрещивания соответствующих исходных форм).

Принудительное самоопыление у ряда перекрестноопыляющихся растений применялось некоторыми селекционерами уже давно в надежде получить таким образом аналог чистых линий самоопылителей. У ржи, красного клевера и некоторых других кормовых трав этим селекционерам действительно удалось получить самофertильные самоопыленные линии, отличавшиеся очень высокой однородностью. Но депрессия самоопыленных линий оказалась настолько высокой, что всякие надежды на прямое использование таких линий в качестве новых сортов отпали сами собой, и широкое распространение получило убеждение, что использование принудительного самоопыления в селекции перекрестников невозможно.

Эта оценка значения принудительного самоопыления резко изменилась после того, как было выяснено, что скрещивание угнетенных самоопыленных линий дает начало мощным и высокоурожайным гибридам с резко выраженным гетерозисом. Внимание селекционеров было привлечено к использованию таких гибридов в интересах селекции. Но решение этого вопроса оказалось очень не простым, так как гетерозис у межлинейных гибридов в полной мере проявляется только у гибридов первого поколения, а в последующих быстро уменьшается и сходит на нет. Главная роль в этой работе принадлежала генетикам и селекционерам, работавшим с кукурузой.

Линейные гибриды у кукурузы. Еще в 1909 г. Шелл (Shull) опубликовал результаты своих исследований, посвященных изучению самоопыленных линий кукурузы и гибридов, полученных от их скрещивания. Если у самоопыленных линий наблюдалось резкое снижение мощности и урожайности, то у гибридов — резкое повышение мощности, а урожайность некоторых гибридов не только значительно превосходила урожайность самоопыленных линий, но и была существенно выше исходного свободноопыляемого сорта. При этом урожайность гибридов, полученных от скрещивания различных самоопыленных линий, варьировала в очень широких пределах: у одних она была даже несколько ниже, чем у исходного сорта, в то время как у других гибридов была выше урожайности исходного сорта почти в два раза.

В связи с этим Шелл предложил получать гибридные семена наиболее урожайных гибридов в больших количествах и затем использовать их для производственных посевов, чтобы таким образом повысить урожайность кукурузы. Эта идея Шелла получила поддержку и дальнейшее развитие в исследованиях многих селекционеров, которые вывели большое количество самоопыленных линий, проверили урожайность гибридов во многих комбинациях при скрещивании этих самоопыленных линий между собой и нашли такие комбинации, которые давали гибриды с урожайностью несравненно более высокой, чем у самых урожайных свободноопыляемых сортов кукурузы.

Линейные гибридные кукурузы по своей урожайности и другим хозяйственным свойствам вполне заслуживали широкого использования в производственных посевах. Но, к сожалению, стоимость гибридных семян этих простых линейных гибридов была настолько высокой, что использование их в производственных посевах оказалось экономически нерентабельным. Дело в том, что для полного использования высокой урожайности линейных гибридов можно использовать только гибридные семена первого поколения, а урожайность самоопыленных линий, являющихся их родительскими формами, очень низкая. Кроме того, при производстве любых гибридных семян много дополнительных расходов. В результате стоимость семян простых линейных гибридов оказалась в 10—15 раз выше стоимости рядового зерна кукурузы и была столь высока, что все достоинства линейных гибридов не могли перевесить в глазах потребителей этой высокой цены гибридных семян.

Для устранения этого препятствия Джонс (Jones, 1922) предложил использовать для производственных посевов не простые, а двойные линейные гибридные, получаемые путем скрещивания соответствующих простых линейных гибридов. Это предложение было основано на ряде наблюдений, которые показали, что гетерозис и урожайность у двойных линейных гибридов выражены не менее сильно, чем у простых линейных гибридов. В то же время урожайность простых линейных гибридов, используемых в качестве материнских растений при получении двойных линейных гибридов, примерно в 4 раза выше, чем у самоопыленных линий, являющихся

материнскими растениями для простых линейных гибридов.

В связи с этим себестоимость производства гибридных семян двойных линейных гибридов во много раз (примерно в 4 раза) меньше, чем себестоимость гибридных семян простых линейных гибридов. Продажная цена гибридных семян двойных линейных гибридов была только в 3—4 раза выше по сравнению с рядовым зерном кукурузы. Такая стоимость гибридных семян уже вполне устраивала потребителей, на гибридные семена двойных линейных гибридов появился большой спрос и они получили широкое распространение в производственных посевах кукурузы.

Семеноводство двойных линейных гибридов осуществляется следующим образом: исходные самоопыленные линии размножаются на отдельных надежно изолированных участках, куда не может быть занесена посторонняя пыльца и переопыление происходит только между растениями размножаемой самоопыленной линии.

Простые линейные гибриды получают на участках гибридизации, которые тоже должны быть расположены таким образом, чтобы исключить возможность заноса посторонней пыльцы кукурузы. На этом участке самоопыленные линии, использующиеся в качестве мужского и женского родителя, высеваются чередующимися рядами с таким расчетом, чтобы на два рядка материнской самоопыленной линии приходился один рядок отцовской. У всех растений самоопыленной линии, используемой в качестве материнской, тщательно удаляются мужские соцветия (метелки). Это работа очень ответственная, так как она определяет качество получаемых гибридных семян простых линейных гибридов. Даже единичные пропущенные и начавшие пылить метелки дают большое количество семян в результате переопыления в пределах материнской линии и резко снижают однородность и урожайность линейного гибрида. Удаление метелок — трудоемкая, дорогостоящая работа, которую приходится выполнять в очень напряженный период полевых работ. По данным Спраге (Sprague, 1955), в США удаление метелок с 1 га обходится в 37—100 долларов и существенно увеличивает себестоимость гибридных семян. Гибридные семена собирают только с растений самоопыленной линии, используемой в качестве женского родителя.

На следующий год семена простых линейных гибридов, будущих родителей двойного линейного гибрида, высеваются на хорошо изолированный участок гибридизации чередующимися рядами с таким расчетом, чтобы на два рядка линейного гибрида, используемого в качестве материнской формы, приходился один рядок линейного гибрида отцовской формы. У растений простого линейного гибрида, используемого в качестве материнской формы, тщательно удаляются мужские соцветия. Гибридные семена берутся только из початков материнской формы (рис. 134). После уборки початки высушивают до 12% влажности, обмолачивают, гибридные семена калибруют, протравливают и ссыпают в мешки.

В США производством гибридных семян двойных линейных гибридов занимаются специальные семеноводческие фирмы, которые с

помощью местных агентов продают их непосредственно фермерам и полностью несут ответственность за качество проданных семян. Высокая урожайность линейных гибридов кукурузы быстро завоевала им широкое признание и в результате доля площадей, засеянных семенами линейных гибридов, от общей площади, занятой кукурузой, в США увеличилась от 0,1% в 1933 г. до более 90% в 1963 г. За это время средний урожай зерна увеличился с 16,2 ц/га в 1935 г. до 42 ц/га в 1963 г.

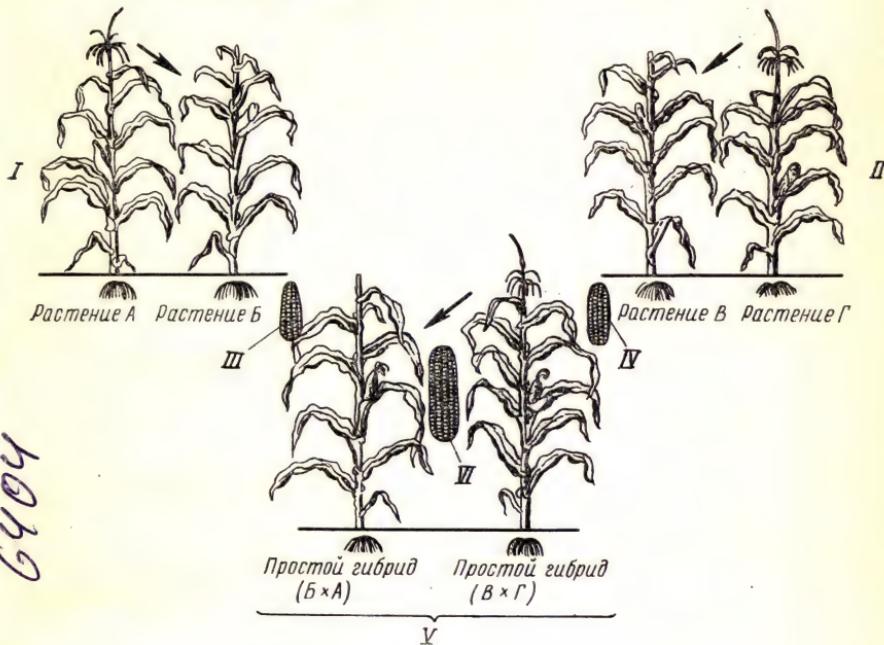


Рис. 134. Схема получения семян двойных линейных гибридов кукурузы (по Уоллесу). I и II — первый год: у растения *B* метелка удалена, опылены от *A*, у растения *B* метелка удалена, опыление от *G*; III — семена гибрида, полученные от простого скрещивания *B* × *A* на изолированном участке; IV — семена гибрида (*B* × *G*), полученные от простого скрещивания на изолированном участке; V — второй год: у гибрида *B* × *A* метелка удалена, опыление от гибрида (*B* × *G*); VI — семена гибрида, полученные от двойного скрещивания (*B* × *A*) × (*B* × *G*) на изолированном участке

В СССР первые линейные гибриды — Днепропетровский (ГС-1) и Прогресс (ГС-2) были получены на Днепропетровской опытной станции и переданы в Государственное сортоиспытание Б. П. Соколовым в 1932 г. В 1939 г. Народным Комиссариатом Земледелия СССР было принято постановление об организации семеноводства этих линейных гибридов и о внедрении их в широкие производственные посевы.

В дальнейшем высокая урожайность линейных гибридов, значительно превосходившая урожайность высевавшихся ранее сортов кукурузы, обусловила быстрый рост площадей, занятых гибридной кукурузой в ряде областей СССР.

Отрицательное отношение Т. Д. Лысенко к принудительному самоопылению вообще и к получению самоопыленных линий у кукурузы в частности привело к тому, что после 1948 г. в производственных посевах использовались преимущественно сортолинейные гибриды кукурузы, а работы по получению новых самоопыленных линий и размножению линейных гибридов были почти полностью прекращены. Однако сортолинейные гибриды у кукурузы увеличивают урожайность только на 10—15%, а у простых и двойных линейных гибридов на 50—100%. Вследствие этого возможности повышения урожайности, связанные с посевом гибридных семян кукурузы, использовались в очень незначительной степени. Положение резко изменилось только после того, как в 1955 г. январский Пленум ЦК КПСС принял решение о переходе в течение 2—3 лет на посев кукурузы семенами линейных гибридов. За короткий срок была проделана большая работа по районированию лучших двойных линейных гибридов, организации семеноводства этих гибридов и строительству калибровочных заводов.

Вначале для производственных посевов были использованы двойные линейные гибриды, завезенные из США. Но вскоре стало видно, что эффективность этих гибридов много ниже той, которую можно получить от самоопыленных линий (и полученных с их участием новых линейных гибридов) сортов, распространенных в СССР и хорошо приспособленных к климатическим условиям нашей страны.

В связи с этим многие селекционеры СССР, работающие с кукурузой, включились в работу по выведению самоопыленных линий из местных сортов-популяций и проверке комбинационной ценности таких линий. В настоящее время в Днепропетровске, Краснодаре, Харькове, Кишиневе, Новосибирске и других местах получены двойные линейные гибриды, в которых участвуют самоопыленные линии, выделенные из местных сортов-популяций. Некоторые из новых линейных гибридов успешно прошли Государственное сортоиспытание, районированы и выращиваются на больших площадях в производственных посевах. Наиболее существенные результаты такая селекционная работа может дать в тех местностях Советского Союза, климат которых особенно резко отличается от климата кукурузного пояса США, так как в этих зонах недостаточная приспособленность двойных линейных гибридов, выведенных в кукурузном поясце США, проявляется особенно ярко. Но быстрое осуществление такой формы селекции на практике очень затрудняют длительные сроки (10—12 лет), необходимые для выведения высокогомозиготных самоопыленных линий.

Использование апомиктических гаплоидов. Для ускорения выведения высокогомозиготных линий большое значение имеет разработанная Чейзом (Chase, 1952) методика получения гомозиготных линий кукурузы путем удвоения числа хромосом у гаплоидов.

Сущность этой методики состоит в раннем распознавании апомиктических гаплоидов, возникающих из неоплодотворенных яйцеклеток, которые изредка появляются у кукурузы, удвоении числа

хромосом у них при помощи воздействия колхицином на точки роста молодых сеянцев и получении семян путем самоопыления. Для решения этой задачи Чейз подобрал специальные генетические культуры (маркеры Чейза), одни из которых гомозиготны по ряду рецессивных, рано проявляющихся генов, а другие гомозиготны по доминантным аллелям этих генов. Для выявления апомиктических гаплоидов генетические культуры, гомозиготные по рецессивным генам, используются в качестве женского родителя, а культуры, гомозиготные по доминантным генам, в качестве мужского родителя.

Гибридные семена и растения, получаемые от таких скрещиваний, имеют доминантные признаки, образующиеся под влиянием генов, полученных от отцовского родителя. Матротоклиновые семена и растения, имеющие все рецессивные признаки матери, могут быть результатом случайного самоопыления или происходить из редуцированных неоплодотворенных яйцеклеток в результате апомиктического развития таких яйцеклеток. Поэтому у таких растений фиксируются корешки и производится подсчет хромосом (рис. 135).

Гаплоидные 10-хромосомные растения имеют неправильное редукционное деление и совершенно стерильны. Установлено, что в среднем у кукурузы 1 гаплоид приходится на 1000 диплоидных растений. У гаплоидных растений в некоторых клетках иногда происходит спонтанное удвоение числа хромосом, а яйцеклетки и пыльцевые зерна, образующиеся в участках гаплоидного растения, происходящих от таких диплоидных клеток, жизнеспособны. При нанесении такой пыльцы на рыльца яйцеклетки оплодотворяются и дают начало диплоидным семенам. Но спонтанное удвоение числа хромосом у гаплоидов происходит очень редко, поэтому найти жизнеспособную пыльцу и получить от опыления ею рылец того же растения диплоидные семена удается не больше, чем у 1 из 10 гаплоидов.

Чтобы увеличить частоту удвоения числа хромосом у гаплоидов и облегчить получение путем самоопыления гаплоидов диплоидных семян, Чейз применял обработку точек роста стебля у молодых гаплоидных сеянцев водным раствором колхицина. Такая обработка резко увеличила частоту возникновения диплоидных участков и существенно облегчила получение диплоидных семян.

При самоопылении диплоидных растений, происходящих от удвоенных гаплоидов, можно получить новые самоопыленные линии. Такие самоопыленные линии с самого начала являются высокогомозиготными, так как диплоидные зародыши, от которых они происходят, возникают в результате соединения яйцеклетки и спермия с совершенно одинаковыми наборами хромосом и совершенно одинаковыми генотипами. Поэтому, в тех случаях, когда для получения нового гетерозисного линейного гибрида недостаточно простой перестановки уже имеющихся самоопыляемых линий с высокой комбинационной ценностью, а нужно получить и использовать новые высокогомозиготные самоопыленные линии, обладающие

такими цennыми свойствами, которых у уже имеющихся самоопыленных линий нет, и способные передать эти ценные свойства линейным гибридам, получение высокогомозиготных линий, происходящих от удвоенных гаплоидов, имеет очень существенное значение.

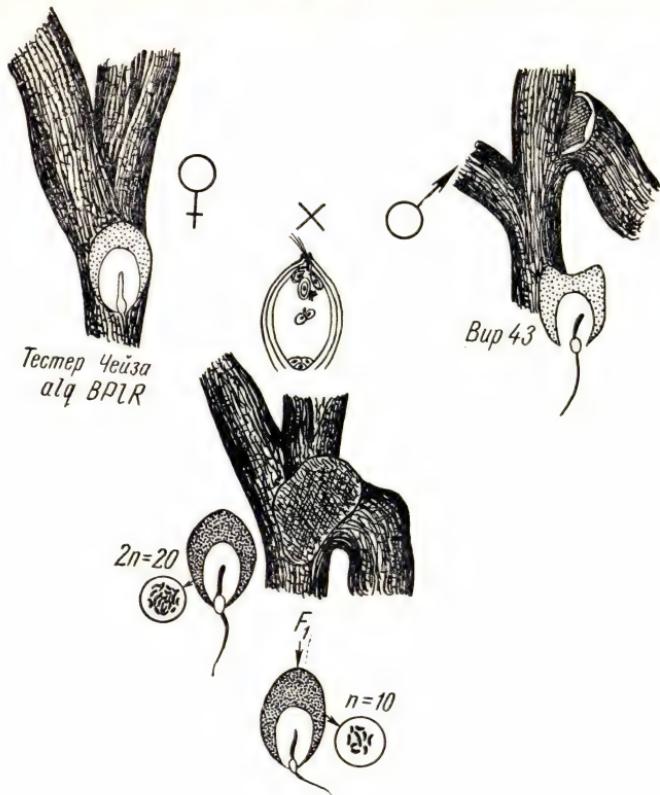


Рис. 135. Схема получения апомиктических гаплоидов и использования их для выведения высокогомозиготных линий у кукурузы

Примером этого может служить получение и использование в селекции высокогомозиготных линий, происходящих от удвоенных гаплоидов, в селекционно-семеноводческой компании США «De Kalb agricultural association Ink». В этой компании было проведено сравнение ряда старых промышленных инбредных линий, новых инбредных линий, выведенных самой компанией, и лучших удвоенных гаплоидных линий. При скрещивании этих линий с одинаково простыми гибридами было обнаружено, что гомозиготные линии, происходящие от удвоенных гаплоидов, ничем не уступают лучшим старым и новым инбредным линиям. В первую десятку, выделенную среди проверявшихся линий, вошло 9 линий, происходивших от удвоенных гаплоидов. При изучении исходных коммерческих линейных гибридов и кандидатов в коммерческие гибриды,

выведенных компанией, было установлено, что среди 140 линий исходных форм этих коммерческих гибридов и кандидатов в коммерческие гибриды 56 — являются старыми промышленными линиями, 49 — новыми инбредными линиями, выведенными компанией, и 35 — высокогомозиготными диплоидными линиями, происходящими от удвоенных гаплоидов. Качественный уровень лучших линейных гибридов, в число исходных форм которых входят линии, происходящие от удвоенных гаплоидов, оказался очень высоким. Так, один из самых лучших коммерческих гибридов, полученных компанией De Kalb, гибрид 640, имеющий широкое распространение в производственных посевах США и предназначенный для передовых хозяйств (выращивающих кукурузу при высоком уровне плодородия почвы и большом количестве растений на гектаре площади, дающих рекордно высокие урожаи), в числе своих исходных форм имеет три линии, происходящие от удвоенных гаплоидов.

Вместе с тем, во всех посевах кукурузы в США имеется ясно выраженная тенденция к довольно быстрому увеличению доли коммерческих линейных гибридов, имеющих в числе своих исходных линий одну или несколько высокогомозиготных линий, происходящих от удвоенных гаплоидов. И это вполне понятно, так как срок выведения гомозиготных линий, происходящих от удвоенных гаплоидов, в несколько раз меньше, чем срок выведения высокогомозиготных инбредных линий и вполне естественно, что линии, выведение которых было начато сравнительно недавно, когда современные запросы производства были уже достаточно ясны, значительно лучше соответствуют этим запросам, чем инбредные линии, выведение которых было начато очень давно, тогда как эти запросы были значительно менее ясны.

В СССР, где имеется еще сравнительно мало гомозиготных инбредных линий, выведенных из местных сортов кукурузы, выведение высокогомозиготных диплоидных линий, происходящих от удвоенных гаплоидов, которые могут быть получены за сравнительно короткий срок, может дать особенно большой производственный эффект.

Потомство удвоенных гаплоидов может быть использовано для получения линейных гибридов с таким же успехом, как и самоопыленные линии 10—12 поколения, и для получения удвоенных гаплоидов требуется не 10—12 лет, как для инбредных линий, а всего 2—3 года.

Использование цитоплазматической мужской стерильности и андрогенеза. В семеноводство линейных гибридов новейшие достижения генетики также внесли существенный вклад. Среди дополнительных расходов при получении семян линейных гибридов особенно большое значение имеет необходимость удаления метелок, связанного с затратой ручного труда в наиболее напряженный период сельскохозяйственных работ. Для устранения этого затруднения разработана и широко применяется методика семеноводства, основанная на использовании цитоплазматической мужской стерильности.

Цитоплазматическая мужская стерильность впервые была открыта у кукурузы М. И. Хаджиновым, но подробное изучение характера ее наследования и использование в семеноводстве гибридной кукурузы было осуществлено американскими генетиками и селекционерами Родсом (Rhoades, 1933), Джозефсоном (Josephson, 1948), Роджерсом и Эдвардсоном (Rogers and Edwardson, 1952).

У кукурузы известно два типа цитоплазматической мужской стерильности — молдавский тип, при котором в пыльниках образуется фертильная пыльца, но они не растрескиваются и не выделяют пыльцу, и техасский тип, при котором в пыльниках фертильная пыльца не образуется.

Для сохранения наследственных свойств самоопыленной линии с цитоплазматической мужской стерильностью и использования ее в семеноводстве линейных гибридов необходимо иметь два аналога такой линии: стерильный аналог¹ и фертильный, являющийся закрепителем цитоплазматической мужской стерильности. Поддержание и размножение стерильных аналогов производится путем повторных скрещиваний с фертильными аналогами.

В семеноводстве гибридной кукурузы применяются две формы использования цитоплазматической мужской стерильности. При первой форме один из простых линейных гибридов, участвующих в создании двойного линейного гибрида, получается путем скрещивания самоопыленной линии с цитоплазматической мужской стерильностью с фертильной самоопыленной линией — закрепителем мужской стерильности. Это приводит к получению простого линейного гибрида с цитоплазматической мужской стерильностью. Второй простой линейный гибрид получается путем скрещивания самоопыленной линии с цитоплазматической стерильностью с фертильной самоопыленной линией — восстановителем мужской фертильности. Так получают фертильный простой линейный гибрид. Затем эти простые линейные гибриды — стерильный и фертильный скрещиваются между собой. Таким образом, как получение простых гибридов, так и получение двойного гибрида производится без затрат ручного труда на трудоемкую процедуру обрывания метелок. Но зато в промышленных посевах вследствие расщепления по гену, определяющему восстановление фертильности, только 50% растений фертильны, а остальные 50% имеют мужскую стерильность, что при неблагоприятных условиях для перекрестного опыления может несколько снизить урожайность.

При второй форме использования один из простых линейных гибридов получается путем скрещивания стерильной самоопыленной линии с фертильной самоопыленной линией (являющейся закрепителем мужской стерильности) и становится стерильным, а другой простой линейный гибрид получается путем скрещивания двух самоопыленных линий, которые обе фертильны и служат вос-

¹ Аналог — подлинния, отличающаяся такими особенностями, как цитоплазматическая мужская стерильность, мужская фертильность, при способности закреплять мужскую стерильность, выступая в качестве опылителя (закрепитель стерильности) и т. д.

становителями фертильности. Двойной линейный гибрид получается путем скрещивания этих простых линейных гибридов — стерильного и фертильного. В этом случае один из простых гибридов приходится получать при помощи ручного обрывания метелок, но зато в производственных посевах все растения фертильны (табл. 9).

Таблица 9

Три схемы получения гибридов со стерильной пыльцой

Методика	Процент фертиль- ных растений
1. Смешение $\frac{1}{3} (A \times B) (C \times D)$ $\frac{2}{3} (A - ms \times B) (C \times D)$	33
2. Простой восстановитель фертильности $(A - ms \times B) (C - ms \times D - Rf)$	50
3. Двойной восстановитель фертильности $(A - ms \times B) (C - Rf \times D - Rf)$	100

Семеноводство двойных линейных гибридов, основанное на использовании цитоплазматической мужской стерильности, резко уменьшает себестоимость гибридных семян. После разработки такой формы семеноводства линейных гибридов для всех ранее полученных двойных линейных гибридов были начаты работы по переводу соответствующих самоопыленных линий, участвующих в получении этих гибридов, на стерильную основу и получению у них стерильных аналогов и фертильных аналогов — закрепителей стерильности. Такой перевод осуществляется путем многократных насыщающих скрещиваний нужной самоопыленной линии с одной из старых самоопыленных линий с соответствующим типом цитоплазматической мужской стерильности (женский родитель). Обычно бывает достаточно 6—7 насыщающих скрещиваний, чтобы полученный таким образом стерильный аналог мог быть использован для промышленного получения семян соответствующего двойного линейного гибрида. Но все же необходимость многих насыщающих скрещиваний для получения стерильных аналогов самоопыленных линий на 6—7 лет задерживает семеноводство новых гибридов.

В настоящее время семеноводство большинства двойных линейных гибридов переведено на стерильную основу, что позволило значительно снизить продажную цену гибридных семян двойных линейных гибридов кукурузы.

Для ускорения перевода самоопыленных линий кукурузы на стерильную основу П. А. Баранов, Н. П. Дубинин и М. И. Хаджи-

нов (1955) на основе теоретических предпосылок предложили использовать явление андрогенеза, т. е. развитие отцовского ядра в цитоплазме яйцеклетки женского родителя, утратившей собственное ядро.

Экспериментально получение андрогенных растений у кукурузы впервые было осуществлено в 1960 г. Н. Б. Железновой, которая использовала скрещивание самоопыленной линии, гомозиготной по трем рано проявляющимся доминантным генам (нормально развитые лигулы, окрашенные плюмулы и слабая антоциановая окраска) (φ) с генетической культурой, гомозиготной по рецессивным аллеломорфам этих трех генов, у которой отсутствовали лигулы, окраска плюмул и антоциановая окраска растения (δ). Среди 2000 сеянцев, полученных от такого скрещивания, у двух растений плюмулы были белыми и отсутствовали лигулы и антоциановая окраска, что убедительно говорило о том, что они представляют собой андрогены и заключают в своих клетках хромосомы и гены, полученные только от отцовского родителя. От одного из этих растений путем самоопыления было получено потомство, которое в течение трех поколений стойко сохраняло все рецессивные признаки андрогенного растения. Но в этом случае материнское растение не имело стерильной цитоплазмы. Поэтому появление андрогена доказывает только принципиальную возможность экспериментального получения андрогенеза у кукурузы, но не реальность переноса ядра из отцовского организма в безъядерную цитоплазму женского, обусловливающую мужскую стерильность.

Несколько позднее Т. С. Чалык (1963) в СССР и Чейз (Chase, 1963) в США использовали в качестве женского родителя формы с цитоплазматической мужской стерильностью и получили андрогенное потомство, обладающее генотипом отцовского родителя и вместе с тем цитоплазматической мужской стерильностью, характерной для материнского растения. Схема экспериментального выявления андрогенеза у кукурузы показана на рисунке 136.

Таким образом, в настоящее время полностью доказано, что андрогенез можно использовать для быстрой передачи самоопыленным линиям цитоплазматической мужской стерильности. Но в практической работе селекционеров использование андрогенеза для передачи цитоплазматической мужской стерильности пока еще не получило широкого распространения.

Если же семеноводство линейных гибридов полностью переведено на стерильную основу, оно все же остается связанным с рядом кропотливых и дорогостоящих дополнительных работ и ограничений, вследствие чего стоимость гибридных семян остается более высокой, чем стоимость рядовых семян кукурузы.

Использование регулярного апомиксиса. Для устранения всех дополнительных затрат и ограничений исследователи предложили перевести линейные гибриды на устойчивое апомиктическое размножение, что резко упростило бы семеноводство таких гибридов и понизило бы стоимость их семян до стоимости рядового зерна

кукурузы. Но у кукурузы нет способности к устойчивому апомиктическому размножению. Для перевода линейных гибридов на такое размножение нужно предварительно экспериментальным путем получить у кукурузы устойчивое апомиктическое размножение.

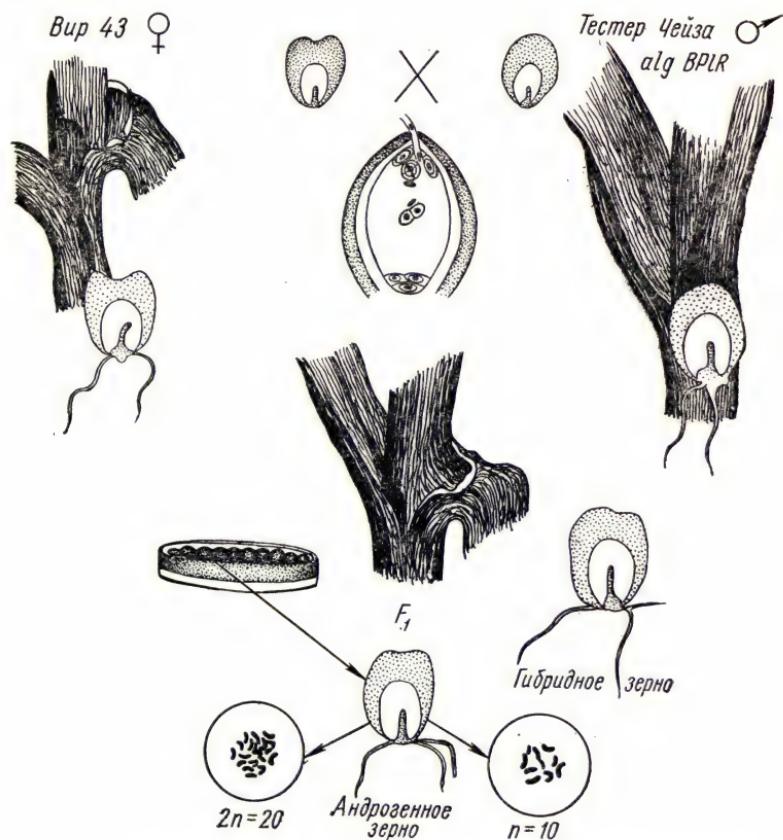


Рис. 136. Схема экспериментального получения андрогенеза у кукурузы

Как было отмечено в гл. 12, устойчивое апомиктическое размножение зависит от сочетания отдельных элементов апомиксиса. Наследование каждого элемента апомиксиса определяется одним или несколькими генами, чаще всего рецессивными. Экспериментальное получение устойчивого апомиксиса возможно путем скрещивания растений, обладающих отдельными элементами его, и выделения в гибридном потомстве растений, у которых сочетаются соответствующие элементы апомиксиса, обусловливая способность к устойчивому апомиктическому размножению. Но для

реализации такого способа экспериментального получения устойчивого апомиксиса нужно иметь в своем распоряжении самоопыленные линии или генетические культуры, обладающие отдельными элементами его, необходимыми для синтеза соответствующей формы устойчивого апомиктического размножения.

Существует несколько различных форм устойчивого апомиксиса, основанных на сочетании различных элементов его. Первая форма апомиксиса основана на сочетании элементов, определяющих выпадение редукции числа хромосом при макроспорогенезе, способности яйцеклеток развиваться без оплодотворения и потере яйцеклетками способности к оплодотворению. Вторая форма апомиксиса основана на сочетании элементов, определяющих образование апоспорических нередуцированных зародышевых мешков, яйцеклетки которых не способны к оплодотворению, и элементов, вызывающих гибель редуцированных зародышевых мешков, которые заключают способные к оплодотворению яйцеклетки. Третья форма апомиксиса основана на сочетании элементов, определяющих способность клеток некоторых соматических диплоидных тканей проникать в зародышевый мешок и образовывать там адвентивные (дополнительные) зародыши, и элементов, вызывающих гибель нормальных, гибридных зародышей, а также зародышевых мешков (рис. 137).

Кроме того, при любой из этих форм апомиксиса развитие эндосперма, необходимого для формирования зародыша, может происходить в результате соединения вторичного ядра зародышевого мешка с одним из спермии — псевдогамия (или стимулятивный апомиксис, при котором образование апомиктических семян происходит только при наличии опыления, необходимого для обеспечения оплодотворения вторичного ядра зародышевого мешка и образования гибридного эндосперма). В других случаях образование эндосперма может происходить путем автономного (апомиктического) развития из неоплодотворенного вторичного ядра зародышевого мешка — автономный апомиксис.

Экспериментальное получение любой из этих разновидностей устойчивого апомиктического размножения путем скрещивания исходных форм с отдельными элементами апомиксиса возможно только, если у этих исходных форм есть все элементы апомиксиса, входящие в состав соответствующей разновидности устойчивого апомиксиса.

У кукурузы обнаружены такие наследственные признаки (элементы апомиксиса), как отсутствие редукции числа хромосом при макроспорогенезе (ген асинапсида и ген элонгата), способность яйцеклеток развиваться без оплодотворения (самоопыленные линии с резко повышенной способностью к образованию гаплоидов) и целый ряд различных форм женской стерильности, препятствующих нормальному образованию гибридных зародышей.

Но этих элементов достаточно, в лучшем случае, только для синтеза модельной формы устойчивого апомиксиса, не обеспечивающей закрепление гетерозиса, а, напротив, обусловливающей быстрое наступление высокой гомозиготности. Дело в том, что для

закрепления гетерозиса пригодна только разновидность первой формы, у которой отсутствие редукции числа хромосом связано с выпадением I деления мейоза, и вторая или третья формы апомиксиса. Но для синтеза этих форм апомиксиса у кукурузы не хватает соответствующих им элементов апомиксиса. Поэтому,

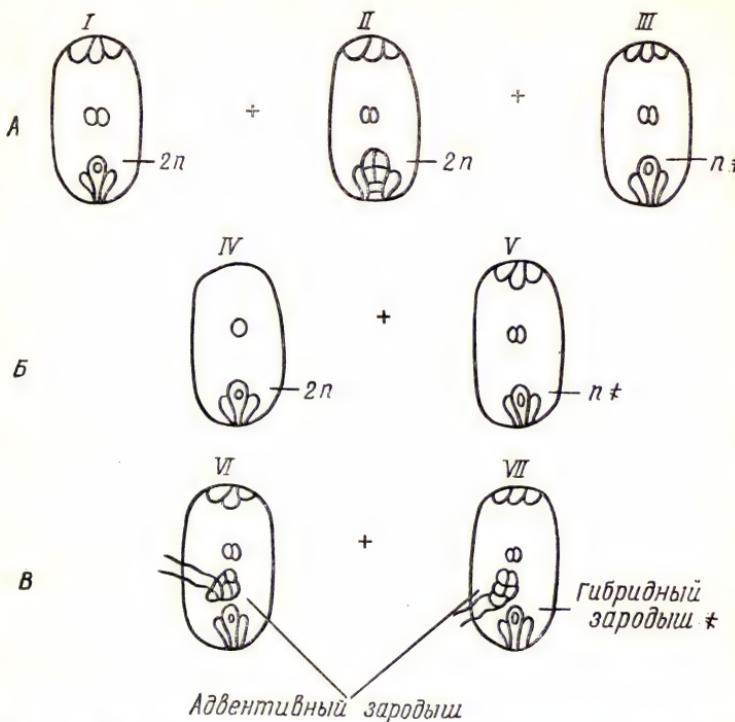


Рис. 137. Три основные формы устойчивого апомиксиса. *A* — диплоидная псевдогамия; *B* — апоспория; *C* — адвентивная эмбриония. *I* — выпадение I деления мейоза; *II* — развитие неоплодотворенных нере-дуцированных яйцеклеток; *III* — гибель редуцированных яйцеклеток; *IV* — апоспорический 4-ядерный зародышевый мешок, яйцеклетка ко-торого развивается без оплодотворения; *V* — гибель нормальных ре-дуцированных зародышей мешков; *VI* — проникновение в зародышевый мешок побегов соматических тканей, дающих там начало адвен-тивным зародышам; *VII* — гибель зародышей, возникающих из опло-дотворенных яйцеклеток *

прежде чем приступить к синтезу гибридов кукурузы с гетерози-
сом, закрепленным при помощи устойчивого апомиксиса, нужно
сначала получить растения, обладающие этими недостающими
элементами апомиксиса.

Решить задачу можно тремя путями: 1) выделением из сортов-
популяций самоопыленных линий с этими элементами апомиксиса;
2) вызыванием при помощи воздействия мутагенными факторами
мутаций, определяющих соответствующие элементы апомиксиса и

3) скрещиванием кукурузы с родственными ей видами, обладающими устойчивым апомиксисом.

Первым способом сотрудники лаборатории цитологии растений и апомиксиса Биологического института СО АН СССР нашли генетическую культуру КЗР-136-Р, обладающую элементом апомиксиса, который определяет способность вторичных ядер зародышевого мешка к автономному развитию и образованию апомиктического эндосперма. Этот элемент апомиксиса может существенно облегчить получение автономного апомиксиса вместо стимулятивного.

Большие надежды связаны с получением недостающих элементов апомиксиса путем заимствования их от соседних видов, обладающих устойчивым апомиксисом. Таким апомиктическим родичем для кукурузы является *Tripsacum dactyloides*, у которого есть 36- и 72-хромосомные разновидности, а апомиктические формы обнаружены как у 36-, так и у 72-хромосомных разновидностей.

T. dactyloides при скрещивании с кукурузой дает мощные, но высокостерильные гибриды. Единичные семена удается получить только из функционирующих нередуцированных гамет гибридов, заключающих полные гаплоидные наборы хромосом трипсакум и кукурузы при опылении таких гибридов пыльцой кукурузы. Такие гибриды в F_2 заключают два набора хромосом кукурузы и один набор хромосом трипсакум и частично плодовиты. При повторных скрещиваниях с кукурузой от них можно получить в старших поколениях 20-хромосомные растения, в основном подобные кукурузе, но имеющие и единичные признаки, заимствованные от трипсакум. Это объясняется тем, что у таких растений кукурузы в некоторые хромосомы включены небольшие участки хромосом трипсакум в результате кроссинговера между хромосомами трипсакум и кукурузы.

Чисто теоретически таким путем, видимо, можно добиться включения в хромосомы кукурузы тех участков хромосом трипсакум, в которых расположены гены, определяющие отдельные элементы апомиксиса и благодаря этому передать кукурузе отдельные элементы апомиксиса, заимствованные от трипсакум. Это предположение получило экспериментальное подтверждение в опытах М. И. Боровского, который путем скрещивания кукурузы с 36-хромосомной разновидностью *T. dactyloides* получил 28-хромосомные гибриды с резко выраженной склонностью к апомиктическому образованию семян. При опылении пыльцой кукурузы 90% семян у этих растений имели апомиктическое происхождение и только 10% — гибридную природу. У всех растений, которые выросли из гибридных семян (бэккросс на кукурузу) и были изучены цитологически, в кончиках корешков обнаружено 38 хромосом, что говорит о том, что у гибридов функционировали только нередуцированные 28-хромосомные яйцеклетки. У растений F_2 обнаружено значительное повышение fertильности и столь же значительное понижение способности к апомиктическому образованию семян.

Дальнейшее развитие это направление получило в исследованиях лаборатории цитологии и апомиксиса Биологического института СО АН СССР, в которых для скрещивания были использованы 72-хромосомная апомиктическая разновидность *T. dactyloides*, с одной стороны (σ), и тетрапloidная кукуруза, с другой стороны (φ). Это позволило получить 56-хромосомные гибриды F_1 , у которых основные гаплоидные наборы хромосом кукурузы и

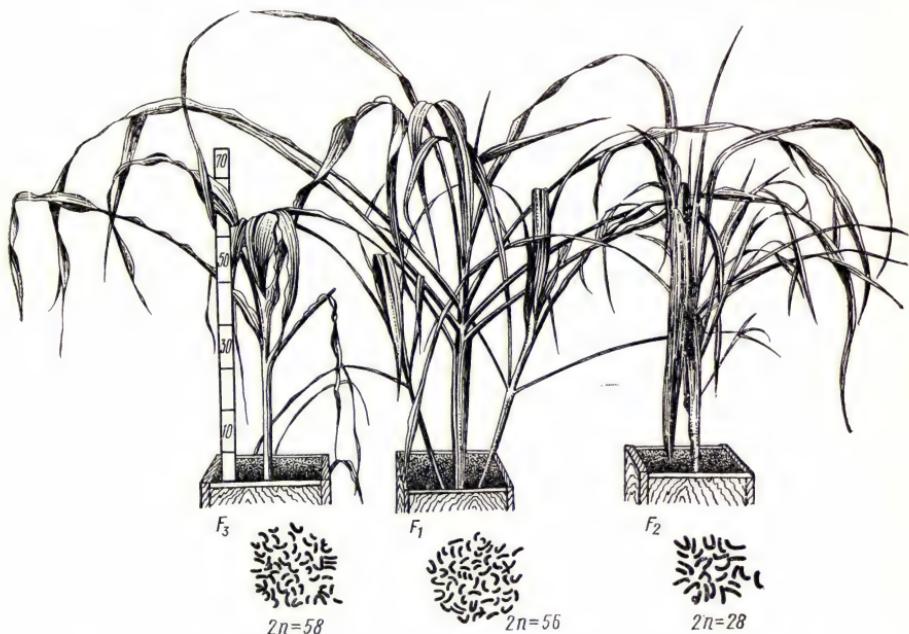


Рис. 138. Гибриды между тетрапloidной кукурузой и апомиктической 72-хромосомной разновидностью *Tripsacum dactyloides*. В центре апомиктический 56-хромосомный гибрид F_1 ($20\text{ к}+36\text{ т}$), справа — 28-хромосомный гибрид F_2 ($10\text{ к}+18\text{ т}$), слева — 58-хромосомный гибрид F_3 ($40\text{ к}+18\text{ т}$)

трипсакум ($x=10$ у кукурузы и $x=18$ у трипсакум) были представлены в двойном количестве [$2n=56$ (36 хромосом трипсакум + 20 хромосом кукурузы)] и каждая из хромосом этих наборов имела своего гомолога, с которым она могла соединяться в мейозе, давая начало биваленту. При этом было получено несколько таких 56-хромосомных гибридов, которые были очень похожи друг на друга по внешнему виду, занимая промежуточное положение между кукурузой и трипсакум (ближе к трипсакум) и имели полную мужскую стерильность при более или менее высокой, но все же только частичной женской fertильности (рис. 138).

Все 56-хромосомные гибриды F_1 при опылении их диплоидной кукурузой завязывали некоторое количество хорошо выполненных жизнеспособных семян. Но характер растений второго поколения,

которые вырастали из таких семян, у разных гибридов F_1 резко различны. У одних 56-хромосомных гибридов F_1 почти все потомки второго поколения имели 38 хромосом ($2n=38$), что говорит о том, что они возникли в результате оплодотворения редуцированных 28-хромосомных яйцеклеток гибридов F_1 10-хромосомными спермиями диплоидной кукурузы и только изредка встречались 28-хромосомные растения, происходившие от неоплодотворенных 28-хромосомных яйцеклеток гибридов F_1 (редуцированный апомиксис).

В то же время у других 56-хромосомных гибридов F_1 потомки второго поколения имели различные числа хромосом: $2n=56$ (развитие неоплодотворенных нередуцированных яйцеклеток — нередуцированный апомиксис), $2n=66$ (оплодотворение 56-хромосомных яйцеклеток 10-хромосомными спермиями кукурузы), $2n=28$ (развитие неоплодотворенных 28-хромосомных яйцеклеток — редуцированный апомиксис), $2n=38$ (оплодотворение редуцированных 28-хромосомных яйцеклеток 10-хромосомными спермиями кукурузы), причем количественно резко преобладали 56-хромосомные растения — нередуцированные апомикты.

Кроме того, имелись и такие 56-хромосомные гибриды F_1 , которые занимали промежуточное положение между этими двумя крайними типами — у них имелись потомки второго поколения с $2n=56$, $2n=66$, $2n=38$ и $2n=28$, но 56- и 66-хромосомные растения встречались сравнительно редко. Эти резкие различия в способах семенного размножения у гибридов F_1 убедительно говорят о том, что у 72-хромосомной разновидности *T. dactyloides*, использованной для скрещивания с тетрапloidной кукурузой, элементы апомиксиса находятся под контролем доминантных генов, находящихся в гетерозиготном состоянии. Для генотипа этой разновидности по генам, контролирующими элементы апомиксиса, была предложена формула $H\bar{H}n\bar{n}A\bar{A}a$, в которой H обозначает *доминантную аллель*, контролирующую элемент апомиксиса, определяющий выпадение редукции числа хромосом при макроспорогенезе, n обозначает *рецессивную аллель*, контролирующую элемент полового размножения, определяющий наличие редукции числа хромосом при макроспорогенезе, в то время как A обозначает доминантную аллель, контролирующую элемент апомиксиса, определяющий способность неоплодотворенных яйцеклеток к апомитическому развитию, и a обозначает рецессивную аллель, контролирующую элемент полового размножения, определяющий неспособность яйцеклеток к дальнейшему развитию и образованию зародышей без оплодотворения. В этой формуле гены Hn и Aa представлены в четверном количестве потому, что 72-хромосомная разновидность трипсакум является автополиплоидом, заключающим четыре 18-хромосомных основных наборов хромосом трипсакум ($4x$).

Для генотипов 56-хромосомных гибридов F_1 были предложены следующие формулы их генотипов: $\bar{H}HAA$ для тех гибридов, у которых большая часть потомства является нередуцированными

апомиктами ($2n=56$), hNa — для тех гибридов, у которых подавляющее большинство потомства было гибридным ($2n=38$), и только изредка встречались редуцированные апомикты ($2n=28$), и $HnAa$ для тех гибридов, у которых большая часть потомства была гибридной ($2n=38$ или $2n=66$), но вместе с тем встречались и апомикты как редуцированные ($2n=28$), так и нередуцированные ($2n=56$). При этом нужно иметь в виду, что в формулах генотипов гибридов F_1 указаны только гены из хромосом трипсакум и что в имеющихся у них двух 10-хромосомных наборах хромосом кукурузы имеются гены, контролирующие соответствующие элементы полового размножения, которые можно обозначить как: $H_mH_m a_k a_k$.

Учитывая это, полные формулы генотипов гибридов F_1 следует написать так: $H_m H_m H_m H_m A_m A_m a_k a_k$ в первом случае, $H_m H_m H_m H_m A_m a_m a_m$ как во втором случае и $H_m H_m H_m H_m A_m a_m a_k a_k$ в третьем случае, где H_m и A_m гены, полученные от трипсакум, а h_k и a_k — гены, полученные от кукурузы.

56-хромосомные гибриды F_1 с генотипом $H_m H_m H_m H_m A_m A_m a_k a_k$, обладающие способностью к регулярному апомиктическому размножению и стоящие значительно ближе к кукурузе, чем апомиктические разновидности трипсакум, очень облегчают передачу элементов апомиксиса от трипсакум к кукурузе, но все же не дают полного решения этой трудной задачи, так как внешний вид и физиологические свойства этих гибридов занимают промежуточное положение между кукурузой и трипсакум и не могут заменить кукурузу в хозяйственной деятельности человека. Для решения этой задачи нужно получить кукурузоподобные гибриды, имеющие полный набор хромосом кукурузы и 1—2 хромосомы трипсакум, включенные в хромосомы кукурузы и обладающие вместе с тем способностью к регулярному апомиктическому размножению, подобно некоторым 56-хромосомным гибридам F_1 .

Для решения этой задачи были использованы повторные скрещивания с кукурузой апомиктических 56-хромосомных гибридов F_1 при одновременном настойчивом отборе растений с отдельными элементами апомиксиса возможно более похожих на кукурузу. Для этого 38-хромосомные гибриды второго поколения, происходящие от 56-хромосомных гибридов F_1 , были опылены диплоидной кукурузой. Среди полученных таким образом гибридов третьего поколения были отобраны растения с 20 хромосомами кукурузы и 1—2 хромосомами трипсакум, которые имели 21—22 хромосомы ($2n=21—22$), были очень похожи на кукурузу и вместе с тем имели фертильную пыльцу, что позволяло получать от них семенное потомство при помощи самоопыления. При изучении таких растений при помощи специальных методов, позволяющих выявлять наличие отдельных элементов апомиксиса, среди них были выявлены растения, обладающие в одних случаях геном Ht , а в других случаях геном At и показывающие фенотипическое выявление этих генов, заключающееся в отсутствии редукции числа хро-

мосом в первом случае, и в апомиктическом развитии неоплодотворенных яйцеклеток во втором случае.

Для сохранения генов, контролирующих эти элементы апомиксиса, в течение ряда поколений разработана особая методика, основанная на использовании гетерозигот по этим генам в качестве пыльцевых родителей для получения в потомстве таких же гетерозигот (т. е. гетерозигот по генам, контролирующими соответствующие элементы апомиксиса). При этой методике показателем сохранения гетерозиготности по генам, контролирующими соответствующие элементы апомиксиса, является появление в потомстве, получаемом по женской линии, в случае гена *H* растений с повышенным уровнем полипloidии (тетраплоидов, гексаплоидов, октоплоидов), а в случае гена *A* растений с пониженным уровнем полипloidии (полигаплоидов и гаплоидов).

Таким образом, в настоящее время у кукурузы создан надежный плацдарм для получения у нее способности к регулярному апомиктическому размножению в виде кукурузоподобных гибридов, обладающих отдельными элементами апомиксиса. Но само получение форм кукурузы, обладающих способностью к регулярному апомиктическому размножению, основанное на скрещивании кукурузоподобных гибридов, из которых одни имеют ген *Ht*, а другие — ген *At*, и отбора в их потомстве форм, соединяющих в себе как гены *At*, так и гены *Ht* и, благодаря этому обладающих способностью к регулярному апомиктическому размножению, все еще остается делом будущего.

Таким образом, принципиальная возможность экспериментального получения у кукурузы способности к устойчивому апомиктическому размножению установлена очень убедительно, но еще не реализована на практике.

Получение устойчивого апомиктического размножения у кукурузы и использование его в селекции и семеноводстве — одно из наиболее перспективных и заманчивых направлений в разработке и усовершенствовании методов селекции перекрестноопыляемых растений в ближайшем будущем.

Линейные гибриды у сорго и других культур. Выведение самоопыленных линий и промышленное получение гибридных семян гетерозисных высокоурожайных гибридов успешно применяется не только у кукурузы, но и у ряда перекрестноопыляемых растений.

Существенные успехи в этом направлении достигнуты у сорго (*Sorghum vulgare*). Сорго размножается преимущественно путем самоопыления и перекрестное опыление осуществляется только примерно в 5% случаев. Поэтому выведение самоопыленных линий у него не представляет затруднений. Но промышленное получение семян высокоурожайных гетерозисных линейных гибридов у сорго было связано с очень серьезными затруднениями и оказалось возможным и рентабельным только после того, как у него была найдена и изучена цитоплазматическая мужская стерильность и выведены закрепители цитоплазматической мужской стерильности

и восстановители фертильности. Все это позволило перевести семеноводство линейных гибридов сорго на стерильную основу и обеспечить рентабельное получение гибридных семян в промышленных масштабах.

В США в 1960 г. гибридными семенами засевалось почти 70%, посевых площадей, занятых сорго, а в штатах кукурузного пояса — около 100%. В связи с этим урожайность сорго повысилась примерно на 50%. Большие возможности для выращивания гибридного сорго имеются и в Советском Союзе.

У некоторых культур, плоды которых содержат очень большое количество семян, промышленное получение гибридных семян оказалось рентабельным даже в случае ручной кастрации растений, используемых в качестве женского родителя. Примером таких культур могут служить томаты, баклажаны и арбузы.

Серьезного внимания заслуживает также и выведение самоопыленных линий, получение цитоплазматической стерильности и производство в промышленных масштабах гетерозисных линейных гибридов, полученных от скрещивания самоопыленных линий, у таких перекрестноопыляющихся растений, как рожь, гречиха, подсолнечник и др. У некоторых из них уже получены самоопыленные линии и показано, что гибриды между самоопыленными линиями дают резко выраженный гетерозис и повышенную урожайность, но промышленное получение гибридных семян таких линейных гибридов задерживается из-за отсутствия самоопыленных линий с устойчивой цитоплазматической мужской стерильностью. А между тем именно у этих культур получение гибридных семян гетерозисных линейных гибридов на базе цитоплазматической мужской стерильности дало бы особенно большой эффект, так как экономический эффект выражался бы не в снижении стоимости гибридных семян, а во всем увеличении урожайности в $1\frac{1}{2}$ —2 раза, связанном с использованием линейных гибридов в производственных посевах.

Экспериментальный мутагенез в селекции перекрестников находит значительно меньшее применение, чем в селекции самоопылителей. Это связано с тем, что наследственное многообразие природных популяций перекрестников очень велико и потому повышение наследственной изменчивости, вызываемое воздействием мутагенных факторов, не имеет существенного положительного значения при селекционной работе с такими популяциями.

Но при селекции линейных гибридов дело обстоит совсем иначе. Получение индуцированных мутаций по отдельным хозяйствственно ценным признакам у самоопыленных линий, которые служат исходными формами для промышленных линейных гибридов, может привести к существенному повышению хозяйственной ценности этих гибридов вследствие передачи им мутационно измененных ценных свойств таких самоопыленных линий.

Наиболее подробно вопрос об особенностях и перспективах селекционного использования индуцированных мутаций изучен у кукурузы, где получены очень обнадеживающие результаты. Но в

ближайшем будущем индуцированный мутагенез у самоопыленных линий, вероятно, найдет применение и у других перекрестноопыляющихся растений.

* * *

Селекция перекрестноопыляющихся растений, которая еще 20—30 лет тому назад была малоэффективна и основывалась на таких методах, как массовый отбор и простейшие формы семейного отбора, в настоящее время резко повысила свою эффективность и использует высокосовершенные методы, основанные на новейших достижениях экспериментальной генетики.

ГЛАВА 21

СЕЛЕКЦИЯ ВЕГЕТАТИВНО РАЗМНОЖАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Третью большую группу культурных растений составляют растения, размножаемые вегетативно. В состав этой группы входят растения, дикорастущие предки которых размножались в основном половым путем, но размножение которых сейчас в культуре человек производит вегетативно (многие формы плодовых деревьев); растения, в основном размножающиеся вегетативно как в природе, так и в культурных условиях, но вместе с тем способные и к половому размножению (земляника, малина, картофель и др.), и растения, способные только к вегетативному размножению (чеснок).

Способы вегетативного размножения у этих растений различны: образование усов (земляника), корневых отпрысков (малина), клубней (картофель), зубков (чеснок), окулировка (яблоня и косточковые) и т. д. Общая особенность всех этих культур заключается в том, что половое размножение их в хозяйственной деятельности не используется, что накладывает очень своеобразный отпечаток на основные свойства и способы выведения новых сортов.

Сорта вегетативно размножаемых растений представляют собой клоны, происходящие от одного исходного растения, и размножаются вегетативным путем. Поэтому наследственное строение всех растений одного клона, как правило, одинаковое и сходно с наследственным строением исходного растения, от которого происходит клон.

Наследственные различия между растениями одного клона могут возникнуть только в результате соматических мутаций или хромосомных аберраций, которые происходят сравнительно редко.

Новые сорта у вегетативно размножаемых растений выводят двумя путями: 1) получением семян от свободного опыления контролируемых скрещиваний, или самоопыления; выращиванием растений из этих семян; изучением таких растений и выделением лучших в качестве родоначальников новых сортов-клонов; 2) отбором у лучших сортов-клонов спонтанных или индуцированных

мутаций и выделением положительных мутаций в качестве родоначальников новых сортов-клонов.

Выведение сортов из семян. Выведение новых сортов вегетативно размножаемых растений из семян имеет много общего с выведением новых сортов у растений, размножаемых половым путем. Но вместе с тем у этой формы селекции есть и серьезные отличия, связанные с особенностями сортов-клонов. Сорта-клоны устойчиво сохраняют все наследственные особенности исходного растения независимо от того, гомозиготно или гетерозиготно это растение. Поэтому у вегетативно размножаемых растений в качестве исходной формы нового сорта-клона могут быть использованы любые растения, обладающие хозяйственными ценными признаками независимо от того, в какой мере они передают эти ценные свойства своему половому потомству, так как в их вегетативном потомстве эти ценные свойства полностью сохраняются. В связи с этим отпадают длительные и трудоемкие работы, связанные с проверкой константности отборных форм при половом размножении и выведением форм, обладающих такой константностью.

Это обстоятельство, существенное при любых условиях, особенно важно у вегетативно размножаемых растений, потому что у многих из них вследствие длительного вегетативного размножения более или менее резко выражены стерильность и сложная гетерозиготность, очень затрудняющие получение константности при семенном размножении.

Но благодаря использованию вегетативного размножения и выведению сортов-клонов селекция вегетативно размножаемых растений значительно облегчается. Вместе с тем, вегетативное размножение позволяет совместить у сортов-клонов наследственную однородность (даже более высокую, чем у линейных сортов самоопыляющихся растений) со сложной гетерозиготностью и гибридной мощностью, не меньшими, чем у лучших линейных гибридов перекрестноопыляющихся растений.

Первым селекционером, который сознательно стал применять посев семян для выведения новых сортов, получил таким путем несколько десятков новых сортов и опубликовал методы своей работы и полученные результаты в печати, был наш соотечественник Андрей Тимофеевич Болотов (1738—1833).

Бельгийский ученый Ван Монс (Van-Mons, 1765—1842), считавшийся отцом практической селекции плодовых растений, широко использовал посев семян для выведения новых сортов и кратко определил свой способ выведения новых сортов словами: «сеять, сеять и опять сеять». Он разыскивал в лесах лучшие деревья дикой яблони и груши, собирая с них семена и высевая в своем саду в окружении культурных сортов. Когда растения начинали плодносить, он собирал их семена и снова высевал в своем саду и так несколько раз в течение 5—6 поколений. В конце этого цикла пересевов он производил тщательный отбор и выделял лучшие растения в качестве новых сортов.

Успех селекции в работах Ван Монса зависел от естественного

скрещивания отборных растений дикой яблони и груши с окружающими их культурными сортами, но сам он не понимал этого и приписывал улучшение качества плодов у растений старших поколений диких форм, выращивающихся в саду, произрастанию их в течение ряда поколений в культурных условиях.

За 50 лет работы Ван Монс вырастил 9 поколений сеянцев яблони и груши и вывел почти 400 сортов, из которых около 40 и в настоящее время широко распространены в садах Бельгии.

И. В. Мичурин (1855—1935) в своей селекционной работе уже совершенно сознательно применял контролируемые скрещивания форм яблони и груши далекого географического происхождения. При этом он скрещивал как культурные сорта между собой, так и культурные сорта с дикими формами, подбирая родителей таким образом, чтобы они отличались друг от друга по контрастным хозяйствственно ценным признакам. Соединение этих признаков могло бы дать новые сорта, существенно превосходящие все старые. Когда И. В. Мичурин начинал свои селекционные исследования, законы Г. Менделя были основательно забыты и еще не получили признания, имевшего место после вторичного открытия их.

Расчеты возможности сочетания положительных признаков исходных форм у гибридов И. В. Мичурин производил самостоятельно и делал это своим оригинальным способом. Но этот способ, основанный на фенотипических признаках родительских форм и исторических условиях формирования этих признаков, позволял предвидеть наиболее благоприятные сочетания хозяйственно ценных свойств исходных форм у некоторых гибридов, но не степень вероятности появления таких сочетаний у гибридов.

Особенно интересовало И. В. Мичурина сочетание у гибридов высоких десертных качеств и лежкости плодов южных сортов с высокой морозоустойчивостью северных форм яблони и груши, соединение которых дело очень трудное, требует проведения отбора в течение ряда поколений и на очень большом гибридном материале. Чтобы избежать этих затруднений, И. В. Мичурин стремился обеспечить фенотипическое выявление и закрепление желательных признаков родительских форм у гибридов путем соответствующего воспитания гибридных сеянцев. При этом речь шла не о вызывании наследственных изменений, а об управлении доминированием в критические моменты индивидуального развития стадийно молодых гибридных сеянцев и закреплении возникающих вследствие этого фенотипических изменений в течение всего срока жизни такого гибридного растения и его вегетативного потомства (сорта-клона).

В качестве факторов, применяющихся для «воспитания» гибридных сеянцев, Мичурин использовал: состав почвы, удобрительные поливки, защищенное или, напротив, открытое расположение места высадки и чаще всего прививки в крону старых сортов, обладающих теми признаками, проявление которых у гибридного сеянца желательно усилить. Таким путем ему удалось получить ряд новых гибридных сортов яблони и груши, отличавшихся высо-

кими морозоустойчивостью, лежкостью и десертными качествами плодов. Эти сорта получили широкое распространение в средней полосе СССР и до сих пор имеют большое значение для плодоводства страны.

Применявшиеся И. В. Мичуриным приемы воспитания гибридных сеянцев обеспечивали фенотипическое проявление желательных признаков далеко не во всех случаях, а специальных сравнительных опытов с большим количеством подопытных и контрольных растений он не проводил. Вследствие этого для ряда сортов, выведенных И. В. Мичуриным, остается неясным, следует ли их положительные качества считать результатом воспитания, или они имели бы место и без всякого воспитания, а для ряда приемов воспитания неясно, в каких случаях и в какой мере они эффективны. Тем не менее, использование воспитания для формирования гибридных сеянцев в желательном направлении при выведении новых сортов вегетативно размножаемых растений заслуживает самого серьезного внимания и желательно, чтобы эффективность различных способов воспитания гибридных сеянцев, применявшихся И. В. Мичуриным, была проверена при помощи новейших методов. Для улучшения существующих сортов по отдельным хозяйствственно ценным признакам И. В. Мичурин использовал отбор вегетативных мутаций. Сорт Антоновка полуторафунтовая появился в 1888 г. в виде вегетативной мутации на одной из ветвей пятилетнего дерева известного старого сорта Антоновка могилевская белая и был отобран Мичуриным за крупные размеры и высокое качество плодов.

Новейший этап селекции яблони и груши тесно связан с использованием достижений экспериментальной генетики. Цитологическое изучение показало, что основное число хромосом у них 17, а изучение ряда особенностей мейозиса, проведенное Дарлингтоном (Darlington, 1931), выяснило, что яблоня и груша — тройные три-сомики и произошли от 7-хромосомных форм в результате полипloidии и полисомии (7+7+3).

Генетическое изучение, проведенное английскими, американскими и канадскими генетиками, показало, что культурным сортам яблони и груши свойственна сложная гетерозиготность. По таким хозяйствственно ценным признакам, как величина, сила роста и габитус дерева, возраст начала плодоношения, форма и величина плодов, культурные сорта яблони крайне гетерозиготны, в то время как по срокам созревания плодов, их окраске снаружи и внутри довольно многие сорта гомозиготны. Крупные размеры, гладкая форма, красный цвет и кислый вкус плодов обычно доминируют.

Выявлены сорта, хорошо передающие свои положительные свойства семенному потомству, и сорта, обычно дающие низкокачественное потомство.

Все это существенно облегчает деятельность селекционеров, направленную на выведение новых сортов яблони и груши. Но сложная гетерозиготность и самостерильность подавляющего большинства культурных сортов, длительный срок от посева семян до нача-

ла плодоношения (6—7 лет у яблони и 8—10 у груши) и большая площадь, занимаемая каждым взрослым растением, все же и в настоящее время делают выведение новых сортов яблони и груши путем посева семян делом очень трудоемким, длительным и трудным. Еще более затрудняет выведение новых сортов таким путем то, что в настоящее время уже получено много очень хороших сортов этих культур, и требования, предъявляемые к новым сортам, повысились.

Отбор спонтанных мутаций. Многие селекционеры большое внимание уделяют способом селекции, основанном на *выделении и отборе соматических мутаций* по хозяйственным признакам у лучших старых сортов. Преимущество этой формы селекции в том, что при вегетативных мутациях изменяется, как правило, только один признак. Поэтому, если у хорошего старого сорта происходит плюс-мутация, увеличивающая, скажем, лежкость плодов, то новый сорт, выделенный селекционером как потомство такой вегетативной мутации, будет во всем подобен исходному, но плоды его сохраняются дольше и он поступит в продажу и потребление тогда, когда плоды исходного сорта уже сойдут с лежки.

В США при помощи отбора вегетативных мутаций для большинства наиболее популярных сортов яблони — Джонатан, Бен-Девис, Макинтош и др.— уже получены сорта-двойники, выведенные путем отбора вегетативных мутаций и отличающиеся от них окраской плодов, сроками созревания, лежкости, размерами плодов и по некоторым другим признакам.

Значительное количество сортов-клонов, полученных путем отбора вегетативных мутаций, у яблони и груши имеется также и в других странах. Но спонтанные вегетативные мутации встречаются редко и потому вполне естественно, что после разработки эффективных методов получения индуцированных мутаций вопрос об использовании индуцированных мутаций привлек к себе внимание и селекционеров, работающих с яблоней и грушей.

Получение индуцированных мутаций. Наиболее эффективные результаты при этой форме селекции связаны с получением тетрапloidных форм яблони путем *обработки растворами колхицина* конусов роста стебля. Таким путем тетрапloidные формы получены у ряда сортов яблони, но в некоторых случаях увеличение размеров плодов у тетраплоидов оказывается настолько большим (каждый плод весит до 700 г), что их приходится использовать не для потребления в свежем виде, а для технической переработки. Триплоидные и тетраплоидные сорта яблони более поздние, дольше сохраняются в лежке и содержат больше витамина С, что значительно повышает их хозяйственную ценность. На рисунке 139 изображены диплоидные и тетраплоидные плоды сорта Макинтош.

При получении тетраплоидных форм путем воздействия колхицином на точки роста стебля, как и при получении других форм индуцированных вегетативных мутаций, нужно иметь в виду, что мутационные изменения первоначально всегда происходят в одной

клетке. Так как конус роста у покрытосеменных растений состоит из нескольких независимых слоев (3 или 4), то первоначально вегетативные мутации появляются только в одном из слоев и вегетативные мутанты представляют собой периклинальные химеры (в данном случае цитологические химеры), у которых один из слоев конуса роста и все происходящие от него ткани имеют тетраплоидное число хромосом, а два остальных слоя и происходящие от них ткани — диплоидное. Целиком тетраплоидные побеги, а затем чисто тетраплоидные клонсы, могут быть получены только в результате прорыва клеток тетраплоидного слоя и замещения ими диплоидных клеток других слоев конуса роста, что происходит спонтанно очень редко, но может быть стимулировано при помощи особых воздействий.

Индукционный мутагенез был успешно использован не только для получения тетраплоидных форм, но также и для выделения ряда других хозяйствственно ценных мутаций. При проведении такого рода селекционной работы, кроме химерности первичных вегетативных мутантов, необходимо иметь в виду, что рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии не проявляются и что при вегетативном размножении нет возможности перехода таких рецессивных мутаций из гетерозиготного состояния в гомозиготное. Непосредственно фенотипическое проявление имеют доминантные вегетативные мутации (связанные с переходом рецессивных генов в их доминантные аллеломорфы или с хромосомными aberrациями), но такие мутации возникают значительно реже, чем рецессивные. Поэтому у гомозиготных растений получение хозяйствственно ценных индуцированных мутаций дело очень трудное.

Иначе обстоит дело у растений, гетерозиготных по хозяйственно ценным признакам, определяемым рецессивными генами, так как в этом случае не только мутации соответствующих доминантных генов приводят к переходу рецессивов в гомозиготное состояние, но и выпадение участков хромосом, заключающих эти доминантные гены, переводят рецессивные гены в гемизиготное состояние и приводят к их фенотипическому выявлению. При этом чем больше у сорта (являющегося объектом селекции, основанной на использовании индуцированных мутаций) рецессивных генов, находящихся в гетерозиготном состоянии и фенотипически непроявляющихся, тем больше шансов на успех имеет такая селекция и тем меньше

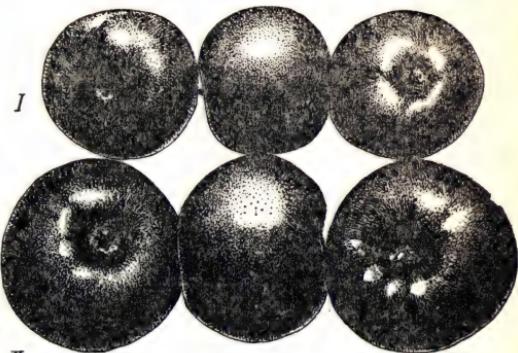


Рис. 139. Диплоидный (I) и тетраплоидные (II) яблоки сорта Макинтош (по Винчестеру)

понадобится сил и средств для выведения новых сортов-клонов таким путем.

Существенное значение для успеха такой селекции имеет также точность и легкость определения желательных признаков, так как первоначально индуцированные мутации имеются в небольшом числе клеток, охватывают очень маленькие участки растения и их легко пропустить. Особенно удобны для выявления индуцированных вегетативных мутаций такие признаки, которые находятся под непосредственным воздействием естественного отбора и после появления индуцированных мутаций могут быть сохранены и выделены естественным отбором. К числу таких признаков относятся: устойчивость к различным болезням, засухе и жаре, морозоустойчивость и др.

В качестве примера такого рода селекции можно привести исследования И. С. Сермяжко и В. Н. Лизнева, проведенные в Сибирском отделении Академии наук СССР и направленные на использование индуцированного мутагенеза для повышения морозоустойчивости гибридных сортов яблони и выведения таких сортов, которые имели бы высококачественные десертные плоды и в то же время выдерживали суровые зимы Западной Сибири (Новосибирская область). Как известно, культурные сорта яблони в Западной Сибири вымерзают до линии снегового покрова и могут выращиваться поэтому только в стелющихся формах, которые благодаря снеговому покрову не страдают от морозов. В Сибири существует местная морозоустойчивая форма яблони — сибирка, или ягодная яблоня (*Malus baccata*), которая свободно переносит самые суровые морозы Сибири (до -56°C). Но сибирка имеет мелкие терпкие и почти совершенно несъедобные плоды. Гибриды от скрещивания сибирки с культурными сортами, известные под названием ранеток, достаточно морозоустойчивы и могут выращиваться в открытых формах вплоть до северной границы тайги (Бакчарский опорный пункт в северной части Томской области). Но плоды у ранеток мелкие (5—10 г), кислые, терпкие и хотя съедобные, но малопривлекательные и используются главным образом для технической переработки.

Гибриды от скрещивания ранеток с культурными сортами, известные под названием полукультурок, имеют плоды весом от 30 до 40 г с достаточно высокими вкусовыми качествами и вполне пригодны для потребления в свежем виде. Но, к сожалению, полукультурки недостаточно морозоустойчивы и могут выращиваться в открытых формах только в южной части Западной Сибири. Настойчивые усилия многих селекционеров, направленные на выведение высококачественных и в то же время достаточно морозоустойчивых сортов яблони путем скрещивания полукультурок между собой или с культурными сортами, до сих пор не увенчались успехом. Получаемые таким образом гибриды имеют мелкие и плохие плоды при хорошей морозоустойчивости или если у них достаточно крупные и вкусные плоды, то растения недостаточно морозоустойчивы.

Для решения этой задачи при помощи индуцированного мутагенеза в 1958 г. около двух тысяч черенков ряда полукультурок были облучены медленными нейтронами в выходном канале атомного реактора и после этого привиты в кроны взрослых деревьев ранеток. Подавляющее большинство этих прививок вымерзли, а сохранившиеся очень сильно повреждались зимними морозами. Но одна из этих прививок, образованная облученным черенком полукультурки Алтайская сладкая, совершенно не повреждалась даже в самые суровые зимы. Эта морозоустойчивая форма путем оккулировки размножена до 1500 растений различного возраста, которые тоже высоко морозоустойчивы, и получила название Новосибирское сладкое.

Способ возникновения этого морозоустойчивого клона еще не совсем ясен. Он мог возникнуть в результате мутации одного из доминантных генов, полученного от неморозоустойчивого южного сорта и тормозившего действие рецессивного гена, определяющего морозоустойчивость и полученного от сибирки. С другой стороны, повышение морозоустойчивости могло зависеть от выпадения участка хромосомы, полученной от неморозоустойчивого культурного сорта и заключающей доминантные гены, которые определяли понижение морозоустойчивости и переход в гемизиготное состояние рецессивных генов, расположенных в соответствующем участке неповрежденной гомологичной хромосомы и определяющих повышение морозоустойчивости (рис. 140).

Результаты этих исследований ясно показывают, какие большие возможности для коренного улучшения сортов вегетативно размножаемых растений связаны с рациональным использованием индуцированного мутагенеза. Вместе с тем можно сделать вывод, что у вегетативно размножаемых растений выведение новых сортов из семян и выведение новых сортов путем индуцированного мутагенеза совсем не исключают, а, напротив, взаимно дополняют друг друга. Для эффективного осуществления селекции путем индуцированного мутагенеза необходимо иметь ранее выведенные соответствующие гибридные сорта, подлежащие улучшению.

Селекция картофеля. В качестве примера селекции вегетативно

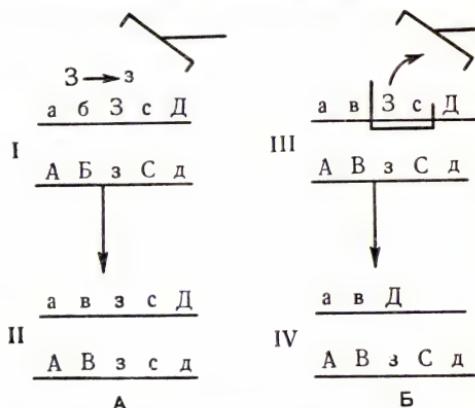


Рис. 140. Схема двух возможных путей повышения морозоустойчивости у клона «Новосибирское сладкое». А — мутация от доминанта неморозоустойчивости к рецессиву морозоустойчивости; Б — делеция участка неморозоустойчивости. I и III — незимостойкая форма; II — зимостойкая форма (гомозигота по рецессиву з); IV — зимостойкая форма (гемизигота по рецессиву)

размножаемых растений может служить история и современное состояние селекции картофеля. Родиной и центром многообразия форм картофеля является Южная и Центральная Америка и южная часть Северной Америки. Ко времени открытия Америки европейцами там уже имелось много сортов, выведенных местным населением; картофель широко выращивался и представлял собой главнейшую пищу древних обитателей многих стран этого материала. В Европу картофель был завезен еще в XVI столетии, главным образом из Чили, в сравнительно небольшом количестве образцов довольно случайного происхождения.

Первые сорта картофеля, получившие широкое распространение в Европе, в изобилии завязывали ягоды и были самофертильны. Как посев семян этих сортов неизвестными селекционерами-любителями, так и самосев существенно обогатили многообразие этих сортов, но не расширили той наследственной основы, на которой строилась вся культура картофеля в Европе. Затем европейские сорта картофеля ирландскими переселенцами были завезены в Северную Америку, где получили широкое распространение под названием ирландского картофеля.

В Европе и в США интенсивная селекционная работа с картофелем была начата в середине XIX столетия после опустошительной эпидемии картофельной гнили (*Phytophthora infestans*), которая охватила всю Европу и Северную Америку (1842—1847). Эту эпидемию первоначально объясняли вырождением и считали, что старые сорта картофеля вследствие длительного вегетативного размножения одряхлели и утратили силу сопротивления неблагоприятным влияниям внешней среды: Гудрич (Gudrich, 1857) в США и Патерсон (Paterson, 1865) в Англии стремились устраниćть вредные последствия этого вырождения путем семенного размножения старых европейских сортов и прилития к этим сортам «новой крови» за счет образцов, завезенных из Южной Америки.

Эти селекционеры проводили семенное размножение картофеля как путем самоопыления и свободного опыления (Гудрич), так и путем контролируемых скрещиваний (Патерсон). При этом полученные из семян сеянцы выращивали, размножали в виде небольших клонов, высаживавшихся на отдельных делянках, и тщательно изучали. Лучшие клоны после повторного размножения и дополнительного изучения выделялись в качестве новых сортов. Полученные таким образом новые сорта оказались устойчивыми к картофельной гнили и благодаря этому культура картофеля в Европе и США была спасена.

Старые европейские сорта картофеля как неустойчивые к картофельной гнили были вытеснены из производственных посевов и почти полностью исчезли.

Дальнейшая селекция картофеля, проводившаяся в довольно широких масштабах и направленная на повышение урожайности и выведение специализированных сортов (столовых, кормовых и технических), проводилась путем самоопыления и контролируемых скрещиваний этой новой генерации устойчивых к картофельной

гнили европейских сортов картофеля. В результате генофонд сортов, которые использовались для селекционной работы при выведении новых сортов картофеля, оказался очень односторонним и бедным. Эта бедность исходного материала селекции выступала особенно резко в связи с тем, что многие лучшие сорта картофеля имеют мужскую стерильность и при скрещиваниях могут использоваться только в качестве женского родителя. В связи с этим вопрос об отцовских растениях в селекции картофеля встал особенно остро.

А между тем производство ставило перед селекцией картофеля ряд новых и очень трудных вопросов. Появился и получил широкое распространение рак картофеля и в связи с этим возникла необходимость в том, чтобы сорта картофеля были устойчивы к фитопатогенным грибам — возбудителям этого заболевания. Возникла необходимость в значительном повышении морозоустойчивости ботвы картофеля, так как у существующих сортов ботва убивается первыми же заморозками и следующий за ним благоприятный период осени для картофеля полностью пропадает. Открытие ряда рас фитофторы вновь сделало актуальным вопрос о выведении сортов, устойчивых к ним.

Решение всех этих вопросов на базе бедного генофонда европейских сортов картофеля было совершенно невозможным. Реальный путь к решению их открыли исследования Н. И. Вавилова, его учеников и сотрудников, которые показали, что на родине картофеля в Южной Америке имеется очень большое разнообразие диких, полукультурных и культурных форм картофеля, почти совсем неиспользованных европейскими селекционерами. Некоторые из этих форм обладают положительными признаками (из числа тех, которые перечислены выше) и могут скрещиваться с европейскими сортами картофеля.

Экспедиции Н. И. Вавилова, С. М. Букасова и С. В. Юзепчука в латиноамериканские страны, организованные Всесоюзным институтом растениеводства в период с 1925 по 1932 г., собрали очень большой и ценный материал диких и культурных форм картофеля и привели к открытию и описанию 60 диких клубненосных видов и 20 примитивных культурных видов картофеля, издревле возделываемых индейским населением латиноамериканских стран. Сборы были существенно дополнены П. М. Жуковским во время его экспедиции в Аргентину, Чили, Перу и Мексику в 1958 г.

Цитологическое изучение, проведенное В. А. Рыбиным, показало, что если европейские сорта картофеля, относящиеся к виду *Solanum tuberosum*, имеют 48 хромосом ($2n$), то среди собранных экспедициями ВИРа диких и культурных видов наряду с 48-хромосомными видами есть 24-, 36- и 60-хромосомные. Эти сведения позволили лучше разобраться во всем многообразии латиноамериканских видов картофеля и правильнее оценить их значение в качестве исходного материала для селекции.

По следам экспедиции Н. И. Вавилова и его сотрудников в страны Латинской Америки отправились многочисленные экспеди-

ции ботаников и селекционеров (1932—1938 гг.) из Соединенных Штатов Америки, Германии, Англии, Голландии, Норвегии и других стран, которые собрали обширные коллекции диких и культурных видов картофеля. Кроме того, многие ботаники и селекционеры стран Латинской Америки также занялись сбором диких и культурных местных форм картофеля и собрали очень ценные коллекции, которые были использованы селекционерами других стран.

Обогащение исходного материала этими новыми формами произвело настоящую революцию в селекции картофеля, резко расширив возможности селекционеров при выборе исходных форм для контролируемых скрещиваний. При этом в практической селекции широко используются не только скрещивания внутривидовые и близких равнокромосомных видов, но и далеких разнокромосомных видов картофеля. Для использования в селекции таких отдаленных скрещиваний особенно большое значение имеют приемы, которые облегчают их и позволяют устраниить обычно свойственную таким гибридам стерильность. Среди таких приемов в селекции картофеля наибольшее значение имеют экспериментальная полиплоидия и индуцированный мутагенез.

Н. А. Лебедевой (1963) при помощи *воздействия колхицином* удалось удвоить число хромосом у некоторых диких видов картофеля, обладающих такими хозяйственными ценными признаками, как морозоустойчивость, фитофтороустойчивость, устойчивость к повреждению колорадским жуком, к картофельной нематоде, к вирусным болезням и др. В большинстве случаев *полиплоиды* были мощными растениями с крупными семенами и клубнями и скрещивались с культурными сортами значительно легче, чем исходные диплоидные формы.

Гибриды между полиплоидными формами диких видов и европейскими культурными сортами картофеля имели повышенную урожайность и обладали отдельными хозяйственными ценными признаками, полученными от диких форм (морозоустойчивость ботвы, фитофтороустойчивость, устойчивость к вирусным болезням, к картофельной нематоде). Все они очень интересны с селекционной точки зрения, но наиболее существенные результаты были получены с гибридами, устойчивыми к картофельной нематоде.

Картофельная нематода (*Heterodera rostochiensis*) относится к чрезвычайно опасным карантинным вредителям картофеля, широко распространенным в западной части СССР. Зимует в почве в виде цист. Основная мера борьбы с картофельной нематодой заключается в строгом соблюдении севооборотов. Но при посеве несвойственных нематоде культур цисты не пробуждаются и могут сохраняться в почве в жизнеспособном состоянии до 17 лет. В то же время корневые выделения, даже совершенно устойчивых к нематоде сортов картофеля, пробуждают цисты и способствуют выведению личинок, которые не могут жить на корнях этих сортов и погибают. Поэтому, несмотря на то, что устойчивые к картофельной нематоде гибриды с полиплоидными формами диких видов

картофеля (*S. macolae* и *S. vernei*) по хозяйственным качествам еще значительно уступают лучшим культурным сортам картофеля, целесообразно широкое размножение этих гибридов и выращивание их на производственных участках сильно зараженных картофельной нематодой, что дает возможность очистить эти участки от нематоды.

Существенные успехи при выведении новых сортов путем скрещивания европейских сортов с дикими и культурными формами картофеля были достигнуты и другими исследователями. Но полное использование возможностей, связанных с этой формой селекции, сильно затрудняется тем, что такие межвидовые гибриды наряду со своими достоинствами имеют отдельные отрицательные свойства, полученные от южноамериканских предков. УстраниТЬ их очень трудно, так как при семенном размножении идет сложное расщепление и многие ценные свойства теряются. Поэтому внимание селекционеров, работающих с картофелем, все больше и больше привлекает использование в селекции *индивидуированных вегетативных мутаций*. Отбор спонтанных мутаций у картофеля применяется селекционерами уже давно. Наиболее рациональной формой его является отбор целых растений в поле, известный под названием *облагораживающего отбора*, или «хохцухта». Способ особенно пропагандировал известный немецкий селекционер К. Фрувирт.

Установлено, что вегетативные мутации распространены довольно широко, но обычно захватывают только один из слоев конуса роста, вследствие чего многие сорта картофеля относятся к периклинальным мутационным химерам. Если мутационно измененные клетки расположены в слоях конуса роста, дающих начало тканям, в которых имеющаяся мутация не проявляется, то такая мутация остается скрытой до тех пор, пока мутационно измененные клетки не распространятся на слои конуса роста, дающие начало тканям, в которых эта мутация фенотипически проявляется.

Для выявления *химерной* природы монохламидных мутантов картофеля с измененным наружным слоем конуса роста — дерматогеном (дает начало клеткам эпидермиса) Т. В. Асеевой (1931) была разработана особая методика «расхимеривания химер»¹. Она состоит в удалении у клубня всех глазков, что вызывает появление дополнительных глазков, целиком образующихся из внутренних тканей клубня. Эти ткани имеют другое генетическое строение и дают начало дерматогену, по генетическому составу отличному от дерматогена обычных глазков.

Таким путем у многих сортов картофеля, представляющих мутационные монохламидные химеры с измененной окраской эпидермиса, удалось произвести расхимеривание и выяснить, каковы внутренние слои их конусов роста. Для распространения наружного слоя монохламидных химер на внутренние и получения растений, целиком состоящих из мутационно измененных тканей, Т. В. Асеева рекомендует облучение глазков *X*-лучами. При этом

¹ Асеева Т. В. Вегетативные мутации у картофеля. Труды по прикладной ботанике. Т. XX, вып. 4, 1931.

иногда повреждаются внутренние слои конуса роста и клетки дерматогена заменяют их, давая начало дихламидным химерам или даже растениям, у которых все слои конуса роста состоят из клеток с генотипом клеток дерматогена у исходной монокламидной химеры.

При отборе спонтанных мутаций у европейских сортов картофеля, полученных путем самоопыления и скрещивания между собой небольшого количества близкородственных исходных сортов, выделение мутаций было мало эффективно вследствие того, что эти сорта сохранили гетерозиготность только по немногим признакам второстепенного хозяйственного значения. Хотя отбором спонтанных мутаций было получено довольно много новых сортов, однако они сравнительно мало отличались от своих исходных форм и хозяйственное значение их было невелико.

Положение резко изменилось после широкого внедрения в селекцию картофеля скрещивания далеких географических разновидностей и межвидовой гибридизации. Полученные таким путем сорта и в еще большей мере перспективные сеянцы — элитные формы, среди которых эти сорта выделены, относятся к сложным гетерозиготам и обычно наряду с важными достоинствами имеют и существенные недостатки, устранение которых очень желательно. Получение у этих форм вегетативных мутаций, устраниющих недостатки, может привести к созданию новых сортов-клонов, имеющих большое хозяйственное значение.

Выделение спонтанных мутаций, которые возникают очень редко, дело длительное и ненадежное, поэтому основные усилия селекционеров были направлены на разработку методов получения индуцированных вегетативных мутаций у картофеля.

При помощи различных форм ионизирующей радиации исследователями даже у старых европейских сортов картофеля были получены практически ценные вегетативные мутанты, одни из которых могут быть прямо использованы в качестве новых сортов, а другие — служить ценным исходным материалом для дальнейшей селекции. Примером таких мутаций могут служить вегетативные мутанты, полученные Н. Д. Тараканенко (1966) при помощи облучения быстрыми нейтронами, γ -лучами и X-лучами клубней сортов Берлихингена и Красноглазки, отличающихся скороспелостью, формой, окраской клубней, устойчивостью к некоторым вирусным заболеваниям, повышенным или пониженным содержанием крахмала, повышенным содержанием сырого протеина и др. Некоторые из вегетативных мутантов после дополнительной проверки могут быть выделены в качестве новых сортов, а другие — использованы в селекции для скрещиваний. Исходная форма и три вегетативных мутанта сорта Берлихинген, отличающиеся от нее формой клубней, изображены на рисунке 141. По мнению Н. Д. Тараканенко, подавляющее большинство полученных им вегетативных мутантов представляют собой различные хромосомные аберрации.

Есть все основания считать, что у новых гибридных сортов и элитных форм картофеля индуцированный мутагенез дает еще

более ценные результаты и в будущем в селекции картофеля будет играть очень важную роль.

Селекция других вегетативно размножаемых растений в основном сходна с селекцией яблони и картофеля, но в зависимости от распространения и хозяйственного значения их она проводится в широких масштабах при помощи более совершенных методов селекции (земляника, сахарный тростник, виноград и др.) или находится в зачаточном состоянии и проводится при помощи примитивных методов (топинамбур, айва, актинидия и др.).

Обновление сортов. Сорта-клоны с течением времени дряхлеют и урожайность их резко снижается. Такое старение эмпирически установлено у картофеля, яблони, апельсина, лимона и других вегетативно размножаемых растений. Срок жизни сортов-клонов значительно больше, чем отдельных растений соответствующих культур, и установлен неточно; считается, что он варьирует от 25 лет (у некоторых сортов картофеля) до 200—300 лет (у яблони и груши).

Причины вырождения сортов-клонов полностью еще не выяснены и по этому вопросу существует несколько резко различных гипотез. Одна из гипотез объясняет вырождение заражением посадочного материала возбудителями различных вирусных болезней, другая — необратимыми стадийными изменениями и наступлением стадии старости (Фаворов, 1935; Максимович, 1940). Третья гипотеза причину дряхления сортов-клонов видит в накоплении «ошибок» при синтезе молекул нукleinовых кислот и связанном с этим извращением нормального обмена веществ у стареющих сортов.

Но каковы бы ни были причины дряхления сортов-клонов, последствия его имеют большое отрицательное значение. Многие очень хорошие старинные сорта-клоны в настоящее время настолько одряхлели, что полностью исчезли, или, потеряв свои ценные свойства, сохраняются только в коллекциях как живые свидетели прошлого.

Примером таких одряхлевших сортов-клонов может служить некогда пользовавшийся широкой известностью сорт яблони Черное дерево.

Однако все признаки дряхления у сортов-клонов полностью исчезают даже при однократном размножении их бесполосенным путем. Поэтому у растений, способных к диплоидному апомиксису, апомиктическое размножение может быть успешно использовано.

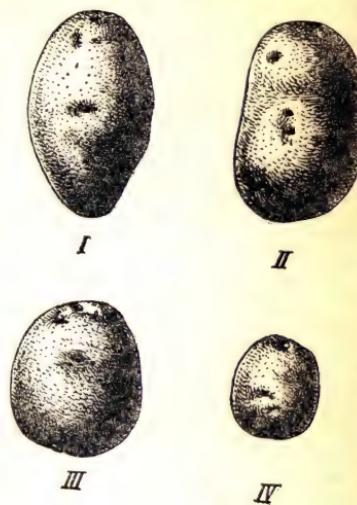


Рис. 141. Исходная (*I*) и мутантные формы по форме клубней (*II—IV*) у сорта Берлихинген (по Тарасенко)

для «омоложения» одряхлевших сортов-клонов. В настоящее время апомиктическое размножение используется для «омоложения» одряхлевших сортов у цитрусовых и мангового дерева.

У мандаринов, лимонов и апельсинов резко выражена полиэмбриония и в семенах образуется по несколько зародышей, из которых один гибридный, а все остальные апомиктические. Последние происходят из соматической ткани, проникающей в зародышевый мешок и дающей там начало дополнительным, чисто матроклиническим зародышам. Сеянцы, которые образуются из таких апомиктических зародышей, имеют генотип, полностью подобный генотипу материнского растения, но у них имеются все ювенильные признаки и отсутствуют старческие изменения и дряхлость.

У многих хороших, но одряхлевших сортов апельсинов и некоторых других цитрусовых путем получения апомиктических сеянцев было произведено омоложение, и эти сорта вновь получили широкое распространение в промышленных насаждениях. Кроме того, получение апомиктических сеянцев у ряда цитрусовых используется для промышленного размножения и считается более выгодным, чем размножение путем прививок.

Примерно так же обстоит дело и у мангового дерева (*Mangifera indica*), имеющего резко выраженную склонность к полиэмбрионии.

У ряда других вегетативно размножаемых растений, имеющих хорошие, но сходящие со сцены вследствие одряхления сортов-клонов (яблоня, картофель, малина и др.), использование апомиктического размножения для омоложения таких сортов было бы очень желательным. К сожалению, у этих культур апомиктическое размножение встречается только спорадически и у одряхлевших сортов не обнаружено. Поэтому решение вопроса можно осуществить или путем использования у таких одряхлевших сортов случайно появляющихся апомиктов, или добившись получения такого потомства у них экспериментально, путем соответствующих воздействий.

ГЛАВА 22

СЕЛЕКЦИЯ ЖИВОТНЫХ

У животных хозяйственное использование, размножение и улучшение тесно связаны и часто так переплетаются между собой, что четкое разграничение их оказывается затруднительным.

С глубокой древности человечество ведет непрерывный отбор домашних животных, оставляя на племя лучших и используя в потребительских целях худших. Вначале этот отбор был бессознательным, а затем принял характер примитивного методического отбора.

Именно таким образом в течение многих тысячелетий сложились многочисленные местные породы, хорошо приспособленные к специфическим особенностям различных стран и народов. Эти породы полностью удовлетворяют потребности натурального хозяйства.

ства, но значительно хуже приспособлены к удовлетворению нужд товарного хозяйства, производящего продукты на продажу. Для быстрого выведения новых пород, которые соответствовали бы потребностям товарных хозяйств, требовалось более совершенные приемы методического отбора.

Широкая разработка новых приемов методического отбора началась в Англии в XVIII и XIX столетиях, когда капиталистические отношения проникли в сельское хозяйство. Улучшение домашних животных в это время производилось путем тщательной бонитировки, отбора лучших животных и сохранения их на племя, с одной стороны, и выявления лучших производителей и получения от них возможно большего потомства, с другой.

Еще в XVIII столетии Роберт Беквелл (Bekewell, 1725—1795) подметил, что у домашних животных закрепить и развить желательные особенности легче всего путем отбора и скрещивания родственных между собой лучших животных, выделенных селекционером. Этот прием и привел к созданию ряда новых пород, выведенных в Англии и быстро получивших всемирную известность.

Еще во времена Ч. Дарвина выяснилось, что *кровное разведение* (скрещивание между собой животных, находящихся в близких степенях родства), наряду с закреплением желательных для селекционера признаков таит в себе и большие опасности. Эти опасности обусловлены переходом в гомозиготное состояние многих летальных и полулетальных генов и связаны как с общим понижением мощности и жизнеспособности размножаемых путем кровного разведения семей и пород (инцухт-депрессия), так и с частым появлением нежизнеспособных или уродливых животных.

В связи с этим английские селекционеры пользовались кровным разведением очень осторожно и умеренно. Они скрещивали лучших производителей только с их не слишком близкими родственниками, часто применяли «прилитие свежей крови» (скрещивание с животными, не находящимися в близком родстве с данной семьей) и сопровождали кровное разведение жесткой браковкой всех слабых и уродливых животных. Благодаря этому было удалено большинство нежелательных генов и вместе с тем обеспечена достаточно высокая однородность по хозяйственно ценным признакам и свойствам, что значительно повысило положительное значение выведенных ими пород.

Селекция крупного скота и других поздно созревающих животных. Селекция крупных, поздно созревающих животных (крупный рогатый скот, лошади, верблюды) — дело особенно длительное и трудное, так как у них половое созревание и способность к размножению наступает только на 3—4-м году жизни и каждое животное имеет большую ценность. Поэтому у таких животных разработка программы селекционной работы и выбор производителей, используемых для улучшения породы, дело особенно ответственное.

В большинстве случаев (лошади, мясные породы крупного рогатого скота) производители оцениваются по *фенотипу и по качеству происходящего от них потомства*. Но у крупного рогатого скота

молочных пород отбор производителей по фенотипу невозможен. Поэтому предварительный отбор производителей у этих пород осуществляется по фенотипу (молочности) их матерей и сестер и центр тяжести переносится на оценку молочности их дочерей, которая и служит основой для окончательного выбора лучших производителей.

Очень серьезное затруднение в *селекции крупного рогатого скота* заключается в сравнительно небольшом количестве потомков, которые могут дать производители при естественном оплодотворении (около 50 за год). Это значительно уменьшало влияние лучших производителей на улучшение породы.

При селекции молочных пород крупного рогатого скота прямая оценка хозяйственной ценности животного возможна только на коровах, но в основном улучшение породы зависит от объективной оценки и правильного выбора быков-производителей. Это связано с тем, что для нормального воспроизведения стада нужно использовать в качестве производительниц дочерей по крайней мере от 40—50% коров стада, и потому браковка коров не может быть очень жесткой. Иначе обстоит дело с быками, у которых для воспроизведения стада используется только очень небольшое число сыновей. Благодаря этому браковка (отбор) быков-производителей может и должна быть очень жесткой.

При выведении новых пород крупного рогатого скота и улучшении старых хотя и проводится отбор лучших коров-производительниц, но центр тяжести ложится на строгий отбор лучших быков-производителей.

Отбор проводится в три ступени. Сначала из большого количества бычков, происходящих от лучших производителей, выделяется сравнительно небольшое число предназначенных для дальнейшей проверки. Предварительный отбор основывается на данных о молочности матерей, бабок и сестер бычков и на экстерьерных признаках их самих. Хотя такой предварительный отбор не очень надежен, но совершенно необходим, так как проверить качество потомства у всех бычков, происходящих от хороших производителей, невозможно.

Сразу же после достижения отобранными бычками половой зрелости производят пробные скрещивания их с таким расчетом, чтобы от каждого бычка было получено 15—20 дочерей. После начала лактации у дочерей сравнивают их удойность и на этом основании изучаемые производители разделяются на улучшателей (повышающих удои дочерей) и ухудшателей (понижающих удои дочерей).

Затем производителей, признанных улучшателями, скрещивают с их дочерьми, чтобы выяснить, не носители ли они рецессивных генов, определяющих различные уродства и летальные признаки. Производители, у которых в потомстве появляются уродливые или нежизнеспособные телята, признаются носителями летальных или полулетальных генов и бракуются. Остальные же производители признаются успешно прошедшими все три этапа отбора и исполь-

зуются для получения от них (в остающийся производительный период их жизни) возможно большего потомства. Но и среди этих отборных производителей есть такие, селекционная ценность которых резко различна — одни дают сравнительно небольшое улучшение, в то время как другие резко повышают хозяйственную ценность потомства (резко повышают удои дочерей).

Вполне понятно, что желательно возможно шире использовать таких выдающихся производителей, но в течение долгого времени возможности для этого были очень ограниченными. Оценка производителей по потомству заканчивалась обычно в возрасте 7—8 лет и в остающийся срок жизни от каждого производителя можно было получать только около 50 потомков в год. Поэтому при размножении породы, наряду с выдающимися производителями, приходилось широко использовать и посредственных.

Положение резко изменилось после разработки простых и надежных способов искусственного осеменения, которые позволяют получить от каждого производителя 1000 и более потомков в год. Значение выдающихся производителей, проверенных по потомству, для улучшения породы резко увеличилось.

Кроме того, в последнее время выяснилось, что при осторожном охлаждении до очень низкой температуры сперма может сохранять жизнеспособность в течение многих лет. Так оказалось возможным охлаждать сперму выдающихся производителей и использовать ее для скрещиваний через много лет после их смерти.

Выяснились и другие возможности для использования охлажденной спермы. Во-первых, пересылка охлажденной спермы на большие расстояния и использование ее не сразу, а частями, по мере необходимости. Во-вторых, сбор и хранение охлажденной спермы производителей в период между проведением первых испытательных скрещиваний и получением результатов проверки по потомству. Такой сбор позволяет получить значительное количество охлажденной спермы, которая после получения данных о качестве потомства и выявления выдающихся производителей может быть использована для искусственного осеменения наряду с вновь получаемой спермой таких производителей, что позволяет значительно увеличить количество потомства от выдающихся производителей. В-третьих, довольно многие производители гибнут в период проверки и не доживают до времени получения данных о качестве их потомства. При обычной системе в тех случаях, когда такие погибшие животные оказываются выдающимися улучшателями, использовать их для целей селекции уже невозможно. Охлажденная сперма уже погибших выдающихся производителей может быть использована для искусственного осеменения, и их ценные качества не пропадают для улучшения породы.

В настоящее время выдающиеся производители, как правило, содержатся на станциях искусственного осеменения и используются для искусственного осеменения возможно большего количества коров, в то время как посредственные производители содержатся в хозяйствах и не используются для искусственного осеменения.

С генетической точки зрения селекция крупного рогатого скота, направленная на улучшение соответствующих пород по одному или немногим хозяйственно ценным признакам (удои, жирность молока, живой вес и др.), имеющим количественное выражение, является селекцией по количественным признакам, определяемым полимерными генами. Для такой формы селекции оценка производителей по потомству — наиболее рациональный прием селекции, но применять этот прием следует с учетом своеобразных особенностей соответствующих пород. При составлении селекционных программ, для того чтобы они имели оптимальный характер, необходимо учитывать такие особенности стад-объектов селекции, как изменчивость и наследуемость признаков, по которым ведется селекция, селекционный дифференциал (степень превосходства лучших отбираемых форм над средними), интенсивность отбора, степень связи между селекционными признаками и др.

Давая общую оценку современного состояния селекции животных, Н. П. Дубинин пишет: «Новые генетические методы начинают глубоко проникать в селекцию сельскохозяйственных животных. Ярким примером может служить разработка генетических методов оценки производителей по потомству, которые в сочетании с методом искусственного осеменения стали главным рычагом в улучшении пород животных»¹.

Кроме чистопородного разведения, в селекции крупного рогатого скота широко распространено скрещивание различных пород между собой и промышленное выращивание получаемых таким образом гибридов, позволяющее использовать сочетание положительных признаков исходных пород и вместе с тем гетерозис, который возникает в результате скрещивания этих пород. Такие скрещивания могут производиться между двумя примерно равнозначными породами с тем, чтобы гибриды использовались не для получения потомства, а только в чисто потребительских целях. Примером могут служить гибриды шортгорнов с абердин-ангусами, дающие великолепный мясной скот, но совершенно непригодные для дальнейшего разведения.

В других случаях такие скрещивания могут производиться между улучшающей породой и местной в целях коренного изменения этой местной породы (поглотительные скрещивания). При этом улучшающая порода обычно используется в качестве отцовской формы, и широко применяется искусственное осеменение.

Примером удачного применения поглотительных (насыщающих) скрещиваний может служить резкое повышение жирномолочности крупного рогатого скота в Новой Зеландии путем скрещивания местной породы с джерсейской, отличающейся высокой жирномолочностью.

В 1918 г. средние удои разводившихся пород (шортгорнов и фризов) составляли 2400 кг в год на корову при жирности 3,45%. Чтобы повысить жирность молока (без уменьшения удоев), были

¹ Дубинин Н. П. «Генетика». 1965, № 1, с. 50.

начаты поглотительные скрещивания с джерсеями, сопровождавшиеся непрерывным и жестким отбором. В результате в 1962 г. средний годовой убой одной коровы был увеличен до 2691 кг при жирности молока 4,72%, что дало увеличение жира на 56%.

Но насыщающие скрещивания очень ответственный прием; при неправильном применении они могут дать отрицательные результаты и принести много вреда. Примером может служить «улучшение» местных сибирских пород крупного рогатого скота при помощи высокоудойных жирномолочных пород. Сибирский крупный рогатый скот имел низкие удои, но высокую жирность молока (4,34—4,64%). При поглотительных скрещиваниях с остфризской породой, у которой жирность молока 3,34%, удои повысились очень незначительно, а жирность молока быстро снизилась до уровня остфризов и даже ниже. В результате средняя годовая продукция жира на корову существенно уменьшилась. Конечно, при правильном составлении программ насыщающих скрещиваний, основанном на объективном анализе основных положений экономики, генетики и селекционной теории, такие ошибки были бы невозможны и нужно надеяться, что они никогда больше не повторятся в практике животноводов и селекционеров.

Особенности селекции лошадей и верблюдов в основном сходны с селекцией крупного рогатого скота. У таких более мелких и скороспелых животных, как свиньи, козы, овцы, собаки, основные приемы и задачи селекции также в основном сходны с теми, которые уже рассмотрены для крупного рогатого скота. Но у этих животных меньшая стоимость каждой особи и более частая смена поколений значительно ускоряют темп селекции и позволяют селекционерам применять такие приемы селекции, использование которых у крупного рогатого скота совершенно неосуществимо.

Селекция свиней. Свиньи очень плодовиты и дают в среднем по 13—16 поросят в один опорос. Поэтому у них возможна жесткая браковка и интенсивный отбор не только у хряков, но и у самок. Матки дают первый помет поросят в возрасте 10—12 месяцев, а товарную продукцию получают от подсвинков, забиваемых в возрасте 6 месяцев. Селекционер может получить 4—5 поколений свиней за тот же срок, за который можно получить только одно поколение крупного рогатого скота.

Различные породы домашних свиней происходят от двух диких видов: европейского дикого кабана (*Sus scrofa ferus*), который дал начало коренным европейским породам свиней, и азиатского дикого кабана (*S. orientalis*, *S. cristatus*, *S. vittatus*), от которого происходят разнообразные азиатские породы.

Сформировавшиеся в результате длительного примитивного искусственного отбора в условиях отсталого, экстенсивного хозяйства при сравнительно плохом кормлении и содержании коренные европейские породы свиней были неприхотливы, выносливы, но вместе с тем позднеспелы и малопродуктивны. Так, у длинноухой европейской свиньи (представленной местными породами) матки шли в случку не раньше 1,5—2 лет, а откорм кастров и лишних

свинок продолжался до 2—3-летнего возраста. Оплата корма низкая — на 1 кг привеса расходуется 8—11 кормовых единиц.

В середине XVIII столетия английские селекционеры начали настойчивую работу по повышению скороспелости и улучшению оплаты кормов у распространенной в Англии местной породы длинноухой европейской свиньи.

Путем настойчивого отбора внутри этой породы Р. Беквелл вывел породу Лейчестерская длинноухая свинья, которая отличалась повышенной скороспелостью и улучшенным качеством мяса.

Несколько позднее другие английские селекционеры братья Коллинг (Ch. и R. Colling, 1831) путем скрещивания длинноухой английской свиньи с китайскими породами и многолетнего настойчивого отбора вывели другую породу — Мелкую белую, которая отличалась скороспелостью и высокой оплатой корма. Но эта порода не оправдала первоначально возлагавшихся на нее надежд из-за низкого живого веса и очень плохого качества сала и мяса и довольно быстро сошла со сцены.

В 1861 г. Тулей (Tooley) представил на королевскую выставку в Виндзоре группу свиней, которая поразила всех присутствующих своими выдающимися качествами и сразу же была признана за новую породу, получившую сначала название Йоркширской, потом переименованной в Крупную белую. Эта порода, по-видимому, была получена путем скрещивания Лейчестерских длинноухих свиней Беквеля с Мелкой белой породой Коллинга (1749—1820). К сожалению, вследствие атмосферы взаимной конкуренции и секретности, царившей среди английских селекционеров тех лет, точных сведений о способе выведения Крупной белой породы (так же, как и Мелкой белой) не сохранилось и историю выведения этих пород можно восстановить только предположительно.

Дальнейшая история Крупной белой породы связана с получением ряда линий, родоначальниками которых были выдающиеся хряки-производители, отличавшиеся повышенной скороспелостью, улучшенным качеством мяса или сочетанием этих положительных свойств. В настоящее время эта порода, помимо своих хозяйственных ценных особенностей, отличается еще и высокой пластичностью.

Крупная белая порода принимала участие в создании ряда новых пород свиней: Средней белой породы, Ландрасов в Дании, некоторых пород в США, Украинской белой и др. пород в СССР.

В России завоз партий Крупной белой породы был начат еще в 70-х годах XIX столетия и с тех пор непрерывно продолжался в течение долгого времени, причем завозились, как правило, очень ценные племенные животные. В результате сложились своеобразные отродья, представленные свиньями сального и мясо-сального направлений, крепкой конституции, хорошо приспособленными к пастищному содержанию.

В Советском Союзе после окончания гражданской войны были собраны сохранившиеся племенные свиньи Крупной белой породы с доказанным происхождением в количестве около 25 хряков и

150 маток, на этой основе создано экспериментальное стадо свиней Крупной белой породы и организованы племенные рассадники с целью использования ее для улучшения местных свиней.

В настоящее время в СССР Крупная белая порода представлена несколькими десятками очень ценных линий, происходящих от выдающихся хряков-производителей и в значительной мере видоизменилась в связи с приспособлением к своеобразным местным условиям. Крупная белая порода в Советском Союзе наиболее распространенная и численность ее составляет более 50% общего количества племенных животных плановых пород свиней в СССР.

В Советском Союзе имеется еще ряд плановых пород свиней (15 пород), многие из которых выведены советскими селекционерами. Наибольшей известностью пользуется Украинская степная белая порода свиней, выведенная М. Ф. Ивановым.

Исследования, проведенные М. Ф. Ивановым на зоотехнической опытной станции в Аскания-Нова (1927—1936), показали, что Крупная белая порода в засушливой части Украины, вследствие сильной жары и суховеев летом и суровой зимы с сильными ветрами и частыми выноградами, чувствует себя угнетенно, в то время как местная южнорусская порода свиней — прекрасно.

В связи с этим М. Ф. Иванов поставил перед собой задачу: на базе местной породы и Крупной белой вывести новую породу свиней, которая как в отношении приспособленности к местным коровьим, климатическим и хозяйственным условиям, так и в отношении скороспелости, оплаты кормов и других хозяйственно ценных признаков вполне отвечала бы требованиям, предъявляемым к заводским породам. Для решения этой задачи он составил план скрещиваний и программу селекционной работы, которые предусматривали проведение скрещиваний Крупной белой с лучшими представителями местной породы и последующее разведение полученных таким образом гибридов «в себе» при непрерывной строгой браковке всех животных, не удовлетворяющих селекционера.

При практическом осуществлении программы, начатой в 1927 г., М. Ф. Иванов произвел скрещивание выдающегося производителя Крупной белой породы с тремя отборными матками местной породы. Полученных гибридных самок он скретил с двумя другими производителями Крупной белой породы (отцом и сыном) и затем перешел к разведению этих гибридов «в себе» при широком использовании скрещиваний в очень близких степенях родства. Разведение сопровождалось очень строгой браковкой и количество сохраняемого молодняка не превышало 10%, а некоторые пометы были даже полностью ликвидированы.

В результате планомерной, целеустремленной, настойчивой работы в течение 9 лет к 1936 г. М. Ф. Ивановым была выведена новая порода, получившая название Украинская степная белая порода свиней. Эта порода по живому весу, скороспелости, плодовитости, молочности, оплате корма и качеству продукции не уступает Крупной белой. Вместе с тем свиньи хорошо переносят сильную летнюю жару, весенние суховеи, суровые зимы и т. д.

М. Ф. Иванов вывел 3 линии от выдающихся хряков-производителей. Уже после его смерти к этим линиям было добавлено еще 4. Таким образом, в настоящее время Украинская степная белая порода имеет 7 линий хряков.

На основе плодотворного опыта М. Ф. Иванова в Новосибирском институте животноводства М. О. Симон (1933—1942) начал селекционную работу по выведению новой породы путем скрещивания лучших производителей Крупной белой породы с отборными матками местных сибирских свиней. Местные свиньи имели небольшой живой вес, низкую плодовитость и сравнительно плохо оплачивали корма, но хорошо переносили короткое жаркое лето, суровую продолжительную зиму и громадное количество гнуса, характерное для северной части Сибири.

М. О. Симон в течение 3 поколений скрещивал хряков Крупной белой породы, выращенных в Новосибирске и уже частично приспособившихся к суровому климату Сибири, с отборными матками местных сибирских свиней и гибридными матками, полученными от этих скрещиваний. Затем он перешел к разведению гибридных семей «в себе» путем скрещивания гибридных маток с лучшими гибридными хряками. На всех этапах селекции проводилась браковка, и количество молодняка, оставляемого для племенных целей, не превышало 20%.

В результате через 10 лет была создана новая порода свиней — Сибирская северная белая. Она имеет высокую плодовитость, живой вес в возрасте 6—7 месяцев 90—100 кг, хорошо оплачивает корма и вместе с тем высоко приспособлена к суровым климатическим условиям северной части Сибири. В настоящее время Сибирская северная белая порода свиней представлена рядом линий, происходящих от лучших хряков-производителей, и разводится в ряде совхозов и племенных хозяйств Сибири.

Другие породы свиней, выведенные в СССР, также получены путем скрещивания местных свиней с лучшими селекционными породами. Но при выведении многих из них селекционная работа была значительно менее организованной и целенаправленной и в качестве улучшающей породы использовалась не Крупная белая, а другие селекционные породы (Крупная черная, Средняя белая, Беркширская и др.).

Для товарного использования в Советском Союзе, как правило, применяются не чистые селекционные породы, а гибриды, получаемые путем скрещивания маток местных свиней с хряками селекционных пород или скрещивания представителей двух селекционных пород между собой. Это связано с тем, что на товарных фермах родственное спаривание (даже в самой отдаленной степени родства) совершенно недопустимо; оно ослабляет животных и приводит к уменьшению выхода товарной продукции. Промышленное межпородное скрещивание позволяет использовать возникающий в результате такого скрещивания гетерозис для увеличения выхода товарной продукции.

Довольно часто помесные матки, получаемые путем скрещивания местных форм с производителями селекционных пород, используются для ремонта стад товарных ферм путем скрещивания с производителями той же селекционной породы в течение многих поколений. Этот способ широко применяется в промышленных условиях в связи с его простотой. Но при ремонте товарного стада таким путем в течение длительного времени неизбежны родственные скрещивания, проявляется депрессия, и выход товарной продукции падает.

Чтобы избежать этого, применяют двухпородное попеременное скрещивание, при котором местные матки (полученные путем скрещивания местных свиней с одной определенной селекционной породой) скрещиваются с хряками другой селекционной породы, а полученные таким образом матки снова скрещиваются с хряками первой селекционной породы и т. д.

Для той же цели служат трехпородные переменные скрещивания, при которых помесные самки попеременно скрещиваются с хряками трех различных селекционных пород.

При таких промышленных скрещиваниях определенное генетическое строение имеют только хряки селекционных пород, а генетические свойства помесных самок, участвующих в скрещиваниях, очень неопределенны и изменчивы. Поэтому хозяйственными качества и гибридная мощность поголовья, используемого на фермах для получения товарной продукции, при таком способе ремонта поголовья, идущего на откорм, далеко не оптимальны. При использовании для откорма гибридов F_1 , получаемых путем скрещивания двух селекционных пород, генетическое строение как отцовских, так и материнских родительских форм известно и сравнительно устойчиво. Поэтому хозяйственными качества и однородность промышленного поголовья получаются более высокими, а гибридная мощность выражена значительно сильнее, чем при переменных скрещиваниях. Конечно, этот способ ремонта промышленного поголовья связан с необходимостью чистопородного размножения исходных селекционных пород в количествах, достаточных для обеспечения промышленного поголовья, что вызывает довольно существенные дополнительные расходы. Но повышение продуктивности промышленного поголовья с большой лихвой окупает все эти расходы и такой способ ремонта широко используется в передовых хозяйствах.

С генетической точки зрения такая форма получения промышленного поголовья не представляется наиболее совершенной, и может быть сопоставлена скорее всего с получением межсортовых гибридов у кукурузы. Дело в том, что селекционные породы свиней в значительной мере гетерогенны и скрещивания одних животных этих пород дают резко выраженный гетерозис, в то время как скрещивания других животных тех же самых пород совсем не дают гетерозиса или дают очень слабый гетерозис. В связи с этим средний гетерозис при скрещивании селекционных пород оказывается значительно более слабым, чем при скрещивании отдельных

животных этих пород, дающих особенно сильно выраженный гетерозис.

Внутри селекционных пород свиней наиболее однородными подразделениями являются линии, как правило, происходящие от выдающихся хряков-производителей. Селекционерами были начаты исследования, направленные на изучение силы гетерозиса при скрещивании строго определенных линий хряков различных пород. Они подтвердили, что действительно сила гетерозиса при сочетании различных линий хряков варьирует в очень широких пределах, и выявили такие сочетания, в которых гетерозис выражен особенно сильно.

Производственная проверка этих сочетаний показала, что увеличение товарной продукции у гибридов F_1 , полученных от скрещивания линий хряков, дающих наиболее сильно выраженный гетерозис, значительно превосходит среднее увеличение продукции, получаемое при скрещивании этих пород, и с экономической точки зрения очень рентабельно. Прием аналогичен получению линейных гибридов у кукурузы и дает примерно такой же экономический эффект.

Получение гетерозисных линейных гибридов (гибридов от скрещивания соответствующих линий хряков) в настоящее время служит наиболее совершенным способом получения промышленного поголовья и дает очень хорошие результаты в применяющих его хозяйствах.

Селекция других скороспелых животных. Приемы селекции, рассмотренные на примере селекции свиней, широко используются и у других домашних животных (овцы, козы, норки и др.) с тем ограничением, что у некоторых из них в связи с более экстенсивным характером разведения и использования эти приемы разработаны менее полно и глубоко, чем у свиней. В некоторых случаях в селекции этих животных при составлении селекционных программ успешно используются и простые менделевские закономерности наследственности (когда они связаны с наследованием признаков, имеющих практическое значение). Так, у разводимой в зверосовхозах норки своеобразные окраски шкурки, возникающие в результате мутаций отдельных генов и наследующиеся по простым менделевским схемам, ценятся значительно выше, чем окраска дикого типа. Для получения норок с такими окрасками шкурок необходимы и действительно успешно применяются как в СССР, так и за границей системы отбора и подбора, основанные на менделевских закономерностях наследования различных окрасок.

Примерно также обстоит дело с селекцией каракульских овец, дающих цветные шкурки с различными окрасками (серой, коричневой, дымчатой, золотистой, розовой, белой и др.), наследование которых тоже следует простым менделевским закономерностям. Одна из наиболее ценных окрасок каракуля (серая) связана с рецессивным летальным действием, и серый каракуль получают путем скрещивания животных, гетерозиготных по гену, определяющему серую окраску.

Использование иммунологических признаков. Существенное значение для селекции животных имеет и правильное использование некоторых иммунологических признаков, наследующихся по простым mendелевским схемам и связанных с рядом хозяйствственно ценных признаков. Так, у свиней установлено, что животные с генами *M* и *F* (гены, контролирующие определенные иммунологические свойства крови) достигают убойного веса за более короткие сроки и лучше оплачивают корма, чем имеющие гены *A* и *K* (другие гены, контролирующие определенные свойства крови).

У крупного рогатого скота коровы с генотипом *DD* (*D* — ген, контролирующий один из типов сывороточных белков крови) лактируют значительно дольше и дают значительно больше молока, чем с генотипом *AA* (*A* — аллель гена *D*, контролирующая образование другого сывороточного белка), а коровы с генотипом *AD* по лактации и молочности занимают промежуточное положение между коровами, имеющими генотипы *DD* и *AA*.

Правильное использование этих признаков в селекции и проведение отбора по иммунологическим свойствам открывают возможности для быстрого улучшения многих пород свиней и крупного рогатого скота.

Селекция домашней птицы. Селекция птиц, имеющих высокий коэффициент размножения (большое количество потомков, получаемых от самок, особенно при использовании искусственной инкубации), позволяет производить интенсивный отбор не только у самцов, но и у самок. Сочетание сравнительно быстрой смены поколений и возможности проводить отбор на большом поголовье сделало возможным использование у птиц совершенных и довольно сложных форм селекции и обусловило высокую ее эффективность.

У кур селекция проводилась особенно интенсивно и дала существенные результаты.

Селекция кур строится на индивидуальном отборе и широком использовании выдающихся производителей. При выявлении производителей во внимание принимаются генеалогия (генеалогические записи ведутся очень тщательно), фенотипические свойства самих производителей и качество потомства, которое в конечном счете имеет решающее значение. При оценке производителей основное внимание обращают на те хозяйствственно ценные признаки, по которым ведется селекция, и на жизнеспособность как самого производителя, так и его потомства. Обычно избегают длительных скрещиваний в близких степенях родства (братья с сестрами и отцы с дочерьми), так как при таких скрещиваниях резко снижается жизнеспособность и часто наступает полное вырождение. Но скрещивания в несколько более далеких степенях родства все же среди птиц, имеющих общих предков (линейное разведение), широко применяются, так как они, с одной стороны, обеспечивают достаточно высокую однородность потомства по желательным для селекционера признакам и, с другой стороны, не дают существенного снижения жизнеспособности.

Имеется очень много пород кур, но основное промышленное значение имеют 8, которые в чистой форме или в форме межпородных помесей служат основой промышленного птицеводства.

Эти породы можно разбить на две большие группы: крупные породы, достоинство которых заключается в большей ценности куриц после того, как они становятся непригодными в качестве несушек и используются на мясо, и легкие породы с меньшей потребностью в корме на каждую дюжину снесенных яиц. В результате целеустремленной многолетней селекции у пород обеих групп достигнута сравнительно высокая средняя яйценоскость, варьирующаяся от 150 до 200 яиц в год.

Для получения промышленного поголовья на товарных фермах, как правило, используются не сами линии, а гибриды между различными породами или между различными линиями одной породы. Такая система разведения промышленного поголовья позволяет в полной мере использовать гетерозис, возникающий при межлинейных скрещиваниях, и обеспечивает хорошую оплату корма и высокую яйценоскость (до 250—270 яиц в год).

Далеко не все линии кур дают гибриды с резко выраженным гетерозисом. Поэтому для разведения промышленного поголовья подбирают сочетания линий, которые дают наиболее сильный гетерозис, и только это позволяет в полной мере использовать преимущества линейных гибридов. Такой подбор линий необходимо проводить и при внутрипородных скрещиваниях линий, и при скрещивании между разными породами, так как наибольшую хозяйственную ценность имеют межпородные гибриды, полученные от наиболее удачных сочетаний лучших линий скрещиваемых пород.

В Эстонии и на Украине выведены очень ценные линии пород Леггорн, Нью-гемпшир и Русской белой, яйценоскость которых достигает 240—260 яиц в год. Эти линии, наряду с завезенными из Англии, Канады, Японии и Голландии сочетающимися селекционными линиями, успешно используются для получения промышленного поголовья как мясного, так и яйценосного направления.

Большое значение при промышленном разведении кур имеют генетические методы, позволяющие точно определять пол однодневных цыплят, что очень важно в хозяйствах, разводящих кур ради получения яиц. Эти методы основаны на использовании генов, сцепленных с полом, большинство которых определяет окраску оперения. Так, при скрещивании черных петухов, гомозиготных по рецессивному гену b , с полосатой курицей, имеющей доминантный ген B , подавляющий темную окраску в отдельных полосах, в F_1 все петушки полосатые, а все курочки черные; причем эта разница окраски заметна уже на однодневных цыплятах (см. рис. 69).

У других домашних птиц (индейки, утки, гуси и др.) селекционные исследования проводятся в меньших масштабах и дали менее существенные результаты.

Селекция тутового шелкопряда. Самым благоприятным объектом для применения наиболее сложных и совершенных форм селекции служит тутовый шелкопряд *Bombyx mori L.* В его селекции,

помимо индивидуального отбора и синтетической селекции, основанной на скрещивании сравнительно близких форм, успешно применяются приемы, основанные на использовании индуцированного мутагенеза и экспериментального андрогенеза.

Хозяйственное значение тутового шелкопряда связано с образованием кокона, из которого получают нити шелка. В связи с этим коконы — основной предмет селекции. В настоящее время выведено очень большое количество пород тутового шелкопряда, отличающихся по форме, величине и окраске коконов и различным особенностям гусениц, влияющим на свойства образуемых ими коконов. Но половозрелые формы всех этих пород очень похожи друг на друга, так как особенности бабочек мало интересовали селекционеров и не подвергались воздействию искусственного отбора.

У тутового шелкопряда гусеницы самок очень прожорливы и образуют коконы, дающие сравнительно небольшой выход шелка, в то время как гусеницы самцов менее прожорливы и образуют коконы с значительно большим выходом шелка. Поэтому было бы очень желательно при промышленных выкормках выращивать только самцов, что позволило бы при тех же затратах корма получать значительно больше шелка.

Б. Л. Астауров (1940—1962) разработал методы экспериментального получения у тутового шелкопряда партеногенеза, дающего самок, и андрогенеза, дающего самцов. Эти методы имеют большое теоретическое значение и открывают очень заманчивые возможности регулирования пола и получения потомства только из одних самцов. К сожалению, современные методы экспериментального получения андрогенеза очень громоздки и малопригодны для использования их в промышленных условиях. В связи с этим ученик Б. Л. Астаурова В. А. Струнников на основе использования достижений высшей генетики разработал методику маркировки яиц, позволяющую полностью разделять яйца, дающие самцов и самок.

У тутового шелкопряда гетерогаметен женский пол, а половые хромосомы обозначаются как ZZ (\male) и ZW (\female). При помощи X -лучей Струнников перенес участок аутосомы X , заключающий доминантный ген $+w_3$, который обусловливает темную окраску серозной оболочки яичек и глаз, на W -хромосому. Затем такая W -хромосома была переведена в линию, у которой аутосомы X гомозиготны по рецессивному аллеломорфу гена w_3 , обусловливающему белую окраску серозной оболочки яичек и глаз. У этой линии все яички женского пола имеют темную окраску, а все яички мужского пола остаются белыми и их легко можно полностью отделить друг от друга. К сожалению, белая грена и вышедшие из нее белоглазые самцы отличались несколько пониженной жизнеспособностью в плохих экологических условиях и не могли быть использованы в промышленном шелководстве (рис. 142). На этом рисунке вместо w_3 в тексте стоит w_2 .

Чтобы устранить это затруднение, в аутосоме X при помощи облучения γ -лучами была получена новая мутация w_4 , расположенная

ная в непосредственной близости от гена $+w_3$ и блокирующая образование пигмента не только в яичках и глазах, но и в кожном покрове гусениц. При скрещивании этой линии с линией, заключающей меченую W -хромосому, яички мужского пола ($ZZw_3+w_4+w_3w_4$) заключают в серозной оболочке уменьшенное количество пигмента и имеют светло-коричневую окраску. В то же время яички женского пола [$ZW(+w++w_4)w_3+w_4+w_3w_4$] заключают нормальное количество пигмента в серозной оболочке и имеют темно-коричневую окраску.

Эта разница в интенсивности окраски мужских и женских яичек достаточна для уверенного разделения их как глазомерно, так и при помощи соответствующих приборов, снабженных фотоэлементами.

Светло-коричневая грана и выходящие из нее гусеницы имеют даже несколько повышенную жизнеспособность по сравнению с нормальной темной греной и ее гусеницами.

Методами поглотительных скрещиваний и интенсивного отбора на основе этих мутантных линий выведены высокопродуктивные белококонные породы, меченные по полу на стадии яйца. Гибридные самцы в экспериментальных условиях дали на 39% больше шелка по сравнению с районированным гибридом.

В 1968 г. И. И. Соколовская, А. В. Бронская, Н. М. Решетникова, И. А. Рапопорт и М. И. Чхену-



Рис. 142. Схема создания и использования породы тутового шелкопряда «Меченой по полу» посредством транслокации, включающей ген, от которого зависит окраска яиц. А — создание породы, Б — использование породы (по Струнникову)

зе¹ при помощи открытых И. А. Рапопортом супермутагенов (нитрозометилмочевина и 1,4-биодиазоацетилбутан) получили у кроликов несколько мутантов по окраске глаз и окраске шерстного покрова. Вероятно, что в самом ближайшем будущем индуцированный мутагенез получит широкое распространение и в селекции различных домашних форм млекопитающих и птиц.

ГЛАВА 23

СЕЛЕКЦИЯ МИКРОБОВ

Разработка наиболее рациональных приемов использования микробов в хозяйственной деятельности человека и сознательная селекция микробов стали возможны только после разработки микроскопических методов изучения и выяснения способов расселения и размножения микроорганизмов.

Основная заслуга в успешном разрешении этих вопросов принадлежит гениальному французскому ученому Луи Пастеру (Pasteur, 1822—1895), подлинному создателю научной селекции микробов, основанной на сознательном применении методического искусственного отбора и умелом использовании естественного отбора путем создания условий, в которых отбор действует в желательном для селекционера направлении. Дальнейшее усовершенствование селекции микробов тесно связано с достижениями генетики и использованием этих достижений в селекции.

Г. А. Надсон (1920) в результате ряда тщательно выполненных опытов еще в 1920 г. показал, что ионизирующая радиация вызывает у грибов и бактерий стойкие наследственные изменения. Он выделил таким путем у *Azotobacter chroococcum* штаммы, отличающиеся повышенной способностью ассимилировать атмосферный азот.

В начале 40-х годов Бидл и Татум (Beadle and Tatum, 1941), использовав ионизирующую радиацию для вызывания мутаций у микробов, получили у гриба *Neurospora crassa* значительное количество мутантов с измененным обменом веществ и повышенными требованиями к питательным веществам. Эти исследования привели к созданию биохимической генетики и оказали очень сильное влияние на усовершенствование селекции микробов.

В настоящее время в селекции микробов существуют три основных направления: 1) селекция на повышение устойчивости к ядам и антибиотикам и на понижение требований к составу питательной среды; 2) селекция на повышение накопления полезных веществ и 3) селекция на повышение требований к ростовым веществам.

¹ «Действие химических мутагенов на подвижность живчиков, оплодотворяемость яиц, эмбриональное развитие и доминантные мутации». Журн. «Животноводство», 1968, № 12, с. 79—83.

Селекция форм с повышенной устойчивостью и пониженными требованиями. Первое направление связано с выведением таких форм микробов, которые обладают способностью осваивать новые, недоступные для исходных форм экологические ниши. Умелое использование естественного отбора позволяет очень быстро и со сравнительно небольшой затратой сил и средств получать штаммы с повышенной устойчивостью к различным неблагоприятным внешним условиям, ядам, антибиотикам и фагам или с пониженными требованиями к питательным веществам.

Пути возникновения форм микробов с повышенной устойчивостью или с пониженными требованиями к питательным веществам как в природных условиях под влиянием естественного отбора, так и в искусственных условиях в результате деятельности селекционеров имеют очень важное практическое значение. Человек заинтересован получить как можно быстрее полезные формы микробов. При работе с вредными микробами исследователей чаще всего интересует вопрос о том, каким образом предотвратить или по крайней мере задержать возникновение таких форм. Теоретической основой для решения этих вопросов служит эволюционное учение Ч. Дарвина и экспериментальная генетика.

Возникновение форм микробов с повышенной устойчивостью или пониженными требованиями к питательным веществам зависит от возникновения соответствующих мутаций и воздействия естественного отбора, устраняющего неизмененные исходные формы и сохраняющего измененные, приспособленные к этим новым условиям. Возникновение форм микробов, приспособленных к более суровым условиям, определяется соотношением трех факторов: частоты появления мутаций, обусловливающих устойчивость к этим внешним условиям, интенсивности действия естественного отбора и числа особей в популяции, подвергающихся воздействию естественного отбора.

Чем чаще появляются мутации, обусловливающие устойчивость к определенным внешним условиям, тем легче и быстрее возникают формы, приспособленные к этим условиям. Наоборот, чем реже появляются такие мутации, тем труднее происходит и дольше продолжается процесс возникновения форм, устойчивых к этим условиям. Если для возникновения устойчивости требуются одновременно две независимые мутации, то решение задачи сильно затрудняется, так как вероятность возникновения их равняется произведению вероятностей появления каждой из этих двух мутаций в отдельности.

Интенсивность естественного отбора сильно влияет на быстроту появления устойчивых форм и чем более жесток отбор, тем быстрее выявляются устойчивые формы. Но это правило имеет существенное ограничение; если отбор сразу же устраивает все неизмененные исходные формы (и если в исходной популяции нет устойчивых мутантов), то возникновения устойчивых форм вообще не происходит.

Число особей в популяции, на которую действует отбор,

имеет решающее значение для возникновения форм, устойчивых к определенным неблагоприятным внешним условиям. Если популяция настолько велика, что в ней непременно должно возникнуть несколько устойчивых мутантов (т. е. если число особей в популяции больше числа особей, обеспечивающих возникновение одного устойчивого мутанта), а отбор устраниет все неизмененные исходные формы, то возникновение устойчивых форм систематически происходит в пределах одного поколения, подвергающегося воздействию естественного отбора. Но если число особей в отдельных популяциях, подвергающихся воздействию естественного отбора, значительно меньше числа особей, обеспечивающего возникновение хотя бы одного устойчивого мутанта, а отбор сразу же устраивает все неизмененные исходные формы, то в таких популяциях устойчивые формы могут возникнуть только в результате счастливой случайности. Поэтому при воздействии отбора на значительное количество таких небольших популяций устойчивые формы возникают только у очень немногих популяций, а все остальные популяции целиком погибают, не давая устойчивых форм.

Примером выведения форм, устойчивых к некоторым ядовитым веществам, у бактерий могут служить данные табл. 10.

Таблица 10

Число устойчивых колоний, полученных от нормальных неустойчивых популяций у некоторых бактерий

Микроорганизмы	Число колоний на контрольной среде	Число колоний на среде с большой концентрацией NaCl	Число колоний на среде с большой концентрацией HgCl ₂	Число колоний на среде с большой концентрацией CuSO ₄
<i>Salmonella pulorum</i>	800 000 000	15	21	48
<i>Eberthella typhosa</i>	440 000 000	61	32	30
<i>Salmonella schotmulleri</i>	480 000 000	120	16	29

В опытах, результаты которых показаны на этой таблице, большие количества изучаемых бактерий высевались на плотные питательные среды с такой высокой концентрацией угнетающих веществ (NaCl, HgCl₂, CuSO₄), которая полностью подавляла развитие неизмененных клеток соответствующих бактерий. На этих средах колонии возникали только из особей, заключающих мутации, которые обусловливали повышение устойчивости к этим веществам. Количество мутантов варьировало от одного устойчивого мутанта на 10⁶ неустойчивых клеток исходных бактерий до 1 устойчивого мутанта на 10⁸ неустойчивых бактерий. У различных бактерий частота появления устойчивых форм по отношению к различным угнетающим факторам была различна, но различия не превосходили двух порядков (т. е. отличались друг от друга не больше, чем в 100 раз).

Устойчивые штаммы, происходившие от этих форм, сохраняли устойчивость в течение многих поколений. Вместе с тем устойчивость носила очень специфический характер и формы, устойчивые к NaCl , не имели ее к CuSO_4 и HgCl_2 и т. д.

Примерно также обстоит дело и с понижением потребности в различных ростовых веществах. Так, путем внесения больших количеств бактериофага в культуру бактерий, нечувствительных к этому бактериофагу, можно заразить отдельные микробные клетки мутационно измененными частицами фага и затем получать из зараженных клеток новый штамм бактериофага, способный инфицировать эти бактерии.

Путем посева больших количеств бактериальных клеток, нуждающихся в определенном ростовом веществе, на питательную среду, лишенную этого вещества, можно получить отдельные колонии, развивающиеся из единичных мутационно измененных клеток, которые приобрели способность к самостоятельному синтезу ростового вещества, и затем вывести от этих колоний новые штаммы, способные синтезировать соответствующее ростовое вещество.

Когда концентрация ядовитых веществ в питательной среде очень высока, задача выведения форм, устойчивых к таким высоким концентрациям яда, обычно сильно затрудняется. Дело в том, что мутации, которые сами по себе давали бы устойчивость к таким высоким концентрациям, возникают исключительно редко или совсем не возникают и такая устойчивость может быть получена только в результате совместного действия ряда различных мутаций, каждая из которых в отдельности дает устойчивость только к значительно более низким концентрациям яда. Но одновременно эти независимые мутации появляются исключительно редко и осуществить накопление их можно только путем последовательного повышения устойчивости от сравнительно низких до все более и более высоких концентраций яда.

Примером постепенного, ступенчатого повышения устойчивости могут служить опыты Демереса (Demerec, 1949) по повышению устойчивости к пенициллину у *Staphylococcus aureus*. Бактерии исходной популяции не выживали при концентрации пенициллина более высокой, чем 0,12 единиц действия пенициллина¹. Первая ступень устойчивости была найдена у штамма, полученного из бактерий, выживших на сублетальной концентрации пенициллина. Она выдерживала концентрацию до 0,2 единиц пенициллина на 1 мл среды. Вторая ступень устойчивости также была получена путем изоляции бактерий, выживавших при концентрации пенициллина, сублетальной для бактерий, стоящих на первой ступени устойчивости. Эти бактерии выдерживали концентрацию до 0,4 единиц пенициллина на 1 мл среды. При третьей ступени устойчи-

¹ Единицей действия пенициллина считается такое количество этого антибиотика, которое, будучи растворено в 50 мл питательной среды, задерживает рост стандартной линии стафилококка.

вости бактерии выдерживали концентрацию пенициллина до 1 единицы на 1 мл, а четвертая ступень повысила устойчивость до 7 единиц на 1 мл среды. Пятая ступень устойчивости практически дала полную устойчивость бактерий к пенициллину, так как бактерии на этой ступени устойчивости были нечувствительны даже к такой высокой концентрации пенициллина, как 250 единиц пенициллина на 1 мл среды.

Демерец показал, что каждая ступень устойчивости зависела от отдельной мутации и только совместное действие этих мутаций обеспечивало повышение устойчивости до следующего, более высокого уровня.

Получить формы, устойчивые к высоким концентрациям пенициллина, путем посева неустойчивых исходных форм сразу на питательные среды с высоким содержанием пенициллина оказалось невозможным. И это вполне понятно, так как частота возникновения отдельных мутаций, повышающих устойчивость к пенициллину, в среднем равна появлению одной устойчивой формы на 10^8 неустойчивых. Следовательно, возникновение форм, стоящих на втором уровне устойчивости, происходит с частотой, равной произведению вероятностей возникновения каждой из мутаций, обуславливающих первый уровень устойчивости ($10^{-8} \cdot 10^{-8} = 10^{-16}$), так как для возникновения этого уровня требуются две разные, независимые мутации, определяющие устойчивость к пенициллину. Так как популяции, в которых производится выделение устойчивых форм, обычно заключают не больше $10^{10} - 10^{12}$ микробных клеток, то возникновение форм, стоящих на втором уровне устойчивости, может произойти только в результате крайне маловероятной счастливой случайности. Для возникновения форм на третьем уровне устойчивости требуются три независимые мутации и поэтому вероятность возникновения таких форм равна произведению вероятностей возникновения каждой из этих мутаций в отдельности ($10^{-8} \cdot 10^{-8} \cdot 10^{-8} = 10^{-24}$). Значит, получение форм *S. aureus*, устойчивых к концентрации пенициллина 1 единица в 1 мл, путем посева неустойчивой исходной формы сразу на питательную среду с такой концентрацией пенициллина совершенно невероятно.

Такая же картина наблюдается и при посеве на минимальные питательные среды ауксотрофных штаммов бактерий, нуждающихся не в одном, а в ряде ростовых веществ, потребность в которых обусловлена отдельными независимыми мутациями. При этом прототрофные формы, способные расти на минимальной среде, не образуются, так как для этого требуется одновременное появление нескольких независимых мутаций. Вероятность их появления равна произведению вероятностей возникновения каждой из этих мутаций в отдельности и очень низка, а количество высеваемых на минимальную среду бактерий оказывается несоизмеримо малым по сравнению с количеством, необходимым для одновременного возникновения всех этих независимых мутаций.

Получить такие прототрофные формы все же вполне можно при помощи ступенчатой селекции, т. е. путем посева достаточно боль-

шого количества исходных бактерий на питательную среду, в которой недостает одного из ростовых веществ, в которых эта форма нуждается, и выведения штамма, способного синтезировать ростовое вещество. Потом следует посев этого штамма с пониженной ауксотрофностью на питательную среду, в которой недостает еще одного ростового вещества из числа тех, в которых исходная форма нуждается, и выведение штамма, способного самостоятельно синтезировать это ростовое вещество. И так далее до тех пор, пока не будет получена прототрофная форма, способная самостоятельно синтезировать все необходимые для нее ростовые вещества и расти на минимальной среде, совсем не заключающей ростовых веществ.

Принцип ступенчатой селекции имеет очень большое практическое значение для получения полезных микроорганизмов, способных расти на более простых и дешевых питательных средах, не заключающих определенных ростовых веществ или заключающих различные угнетающие и ядовитые вещества, и потому непригодные для исходных форм этих микроорганизмов. Вместе с тем он успешно используется для предотвращения появления новых форм вредных микроорганизмов, устойчивых к тем веществам (различные лекарственные вещества, яды и антибиотики), которые обычно используются для борьбы с этими вредными микроорганизмами.

При помощи ступенчатой селекции получают новые штаммы продуцентов полезных веществ (антибиотики, аминокислоты, витамины и т. д.), способные расти и давать высокую продуктивность на более дешевых питательных средах, при менее интенсивном перемешивании и т. д. Это значительно уменьшает стоимость промышленного получения таких полезных веществ.

Установление принципа ступенчатого действия естественного отбора позволило разработать рекомендации для предотвращения возникновения лекарственно устойчивых форм патогенных микроорганизмов, устойчивых к новым лекарственным веществам и антибиотикам, которые широко используются для лечения заболеваний, вызываемых этими патогенными микроорганизмами. Так, после введения в широкую медицинскую практику сульфаниламидных препаратов их эффективность в связи с появлением и широким распространением в природе штаммов патогенных бактерий, устойчивых к этим лекарственным веществам, сравнительно скоро начала резко уменьшаться. Несколько позднее то же самое произошло со стрептомицином и пенициллином, в связи с появлением и распространением в природе штаммов патогенных бактерий, устойчивых к этим антибиотикам. Возникновение и распространение таких устойчивых штаммов обусловлено лечением, при котором в организме больного накапливается концентрация лекарственного вещества, соответствующая только первому уровню устойчивости, что содействует появлению и распространению в природе штаммов, стоящих на этом уровне устойчивости. Последующее повышение доз до уровня угнетения бактерий приводит

к появлению штаммов, стоящих на втором уровне устойчивости и т. д.

Чтобы предотвратить это крайне нежелательное явление, быстро приводящее к резкому уменьшению эффективности наиболее ценных новых лечебных препаратов, рекомендуется при лечении использовать концентрации, по крайней мере, соответствующие второму уровню устойчивости. Второй путь — применение одновременно двух лечебных препаратов, чтобы случайно появляющиеся мутанты, обладающие первым уровнем устойчивости по отношению к одному из этих препаратов, устранились воздействием второго препарата и обратно. Широкое и повсеместное применение такой системы может создать надежное препятствие для возникновения и распространения штаммов патогенных бактерий, устойчивых к новым лекарственным веществам, и тем самым продлить жизнь этих лекарственных веществ.

Селекция на повышение накопления полезных веществ. Второе направление селекции микробов — выведение штаммов продуцентов полезных веществ с повышенной продуктивностью этих веществ — связано со значительно большими трудностями. Трудности обусловлены тем, что для получения форм с повышенной производительностью полезных для человека веществ пока не разработаны такие методы селекции, которые дали бы возможность использовать для этой цели мощное действие естественного отбора, легко оперирующего с сотнями миллионов и миллиардами отдельных особей. Вместо этого приходится применять искусственный отбор, который проводится руками селекционера (так называемый ручной отбор). Он основан на выделении отдельных особей (или потомства отдельных особей) и оценке их свойств. Количество особей, подвергаемых профессиональному отбору, неизбежно оказывается несравненно меньшим (тысячи или десятки тысяч особей), чем при селекции, основанной на использовании естественного отбора (миллиарды особей).

Ручная методика отбора, обычно применяемая при селекции на повышение продуктивности, очень трудоемка, причем степень ее трудоемкости во многом зависит от характера тех способов количественной оценки продуктивности особей или штаммов, которые используются для браковки худших и отбора лучших форм. Чем проще и легче методы оценки, тем большее количество особей могут оценить селекционеры, тем больше оказывается размер популяций, подвергаемых отбору, и тем выше эффективность отбора. Но даже при наиболее благоприятных условиях число особей в популяциях, подвергаемых отбору, обычно не превышает десятков, в лучшем случае сотен тысяч особей. Однако повышение продуктивности продуцентов полезных веществ имеет такое большое практическое значение, что затруднительность и высокая стоимость ручного отбора не помешали развертыванию селекции в таком направлении в очень широких масштабах.

Особенно сильно стимулировало развитие этой формы селекции микробов открытие ряда антибиотиков и налаживание про-

мышленного производства их. Дело в том, что при промышленном производстве антибиотиков стоимость продукции в основном зависит от продуктивности штаммов микробов — продуцентов антибиотиков, используемых в производстве. Путем селекции она может быть увеличена в сотни раз.

В связи с этим первоначально для сумчатых грибов — продуцентов пенициллина, а затем и для продуцентов других антибиотиков в научно-исследовательских институтах и в лабораториях промышленных предприятий была организована селекция микробов-продуцентов, проводившаяся при помощи ручного отбора. Чтобы расширить масштабы ручного отбора и увеличить размер популяций, в которых проводился отбор, к работе было привлечено большое количество квалифицированных селекционеров. Они занимались однообразными процедурами, связанными с выделением одноклеточных культур и точной количественной оценкой производительности этих культур.

При селекции *Penicillium chrysogenum* — продуцента пенициллина, отбор строился таким образом, что у исходной формы получали колонии, образующиеся из отдельных конидиоспор, путем редкого посева конидиоспор на плотную питательную среду в чашках Петри. Затем от колоний делали отвивки в отдельные пробирки с плотной средой и проверяли полученные таким образом штаммы на количество выделяемого ими пенициллина в маленьких колбочках на качалках.

Штаммы с наиболее высокой продуктивностью проверялись в больших колбах на качалках в большом числе повторностей и затем лучшие из них — в малых ферmentерах. Потом штаммы, пре-восходившие использовавшиеся в производстве стандартные, получали селекционные номера и передавались в производственное испытание, а затем в производство в качестве новых, более продуктивных штаммов.

Вскоре было замечено, что штаммы, выделяемые из колоний, которые образовались из отдельных конидиоспор, очень мало отличаются друг от друга по количеству выделяемого ими пенициллина. Только среди очень большого количества однородных штаммов удалось получить единичные, выделявшие немного больше пенициллина и заслуживающие того, чтобы быть переданными в производство в качестве нового, более продуктивного штамма.

Поэтому с целью увеличения частоты возникновения мутаций и повышения эффективности селекции начали использовать мутагенные факторы для предварительного воздействия на конидии, которые затем использовались для посева на чашки Петри и получения одноклеточных колоний (каждая из которых происходила от одной единичной клетки — конидиоспоры). Действительно, после такого воздействия наследственная изменчивость конидиоспор и происходящих от них колоний резко повышалась. Штаммы, получаемые из этих колоний, по количеству выделяемого ими пенициллина отличались друг от друга. Штаммы, существенно превосходившие исходную форму по количеству выделяемого ими пенициллина.

циллина, удавалось выделять среди значительно меньшего количества проверенных штаммов, чем при выделении их в потомстве не подвергавшихся воздействиям конидий. В связи с этим в дальнейшем селекция продуцентов антибиотиков при помощи ручного отбора стала проводиться в потомстве конидиоспор, обрабатывавшихся мутагенными факторами. Для такой обработки с приблизительно одинаковым успехом использовались различные мутагенные факторы: X -лучи, γ -лучи, ультрафиолетовые лучи, иприт и др.

Продуктивность продуцентов пенициллина (при помощи ручного отбора) была повышена также путем ступенчатой селекции: от исходной формы получали штамм с несколько повышенной продуктивностью, затем у этого штамма производился отбор и выделялся новый штамм с еще более высокой продуктивностью и т. д. в течение многих последовательных циклов отбора. Некоторые из этих улучшенных штаммов передавались в производство и в течение определенного срока использовались в качестве производственных штаммов, другие же в производство не передавались и использовались только в качестве промежуточных форм в селекции.

При помощи такой селекции продуктивность штаммов продуцентов пенициллина была повышена со 100 единиц действия в 1 мл питательной среды у линии *NRRL* — 1951, которая была исходной формой для селекции, до 9500 единиц пенициллина у лучших современных производственных линий. Таким образом производительность продуцентов пенициллина в результате селекции повышена почти в 100 раз.

Примерно также обстоит дело и с селекцией лучистого гриба *Actinomyces globisporus streptomycini* — продуцента антибиотика стрептомицина. Исходная форма этого гриба, выделенная Ваксманом (Waksman, 1942, 1946) из почвы, выделяла 20—30 мг стрептомицина на 1 л среды. От этой линии путем посева необлученных конидий и ручного отбора был получен штамм, выделявший 200 мг стрептомицина на 1 л среды. Дальнейшее улучшение продуцентов стрептомицина производилось при помощи ступенчатой селекции путем ручного отбора среди потомков конидий, подвергавшихся воздействию различными мутагенными факторами. При этом одни из штаммов с повышенной производительностью передавались в производство и в течение некоторого срока использовались в качестве производственных, а другие использовались только в качестве промежуточных форм в селекции.

Лучшие современные производственные штаммы, полученные в результате такой селекции, выделяют 3400—3600 мг стрептомицина на 1 л среды. Производительность продуцентов стрептомицина путем селекции повышена больше чем в 100 раз.

У продуцентов других полезных веществ — органических кислот, аминокислот, витаминов и др.— такое сильное увеличение производительности, как у продуцентов антибиотиков, обычно невозможно, и речь идет о повышении производительности только в 3—4 раза. Несмотря на это, и у них выведение штаммов с повы-

шенной продуктивностью имеет очень большое значение и использование в производстве высокопродуктивных штаммов, созданных селекционерами, резко повышает производительность без сколько-нибудь существенного увеличения расходов. Себестоимость продукции значительно снижается.

Селекция на повышение требований к ростовым веществам. Третье направление селекции — выведение штаммов с повышенными требованиями к питательным веществам (повышенной ауксотрофностью), первоначально развивалось на основе ручного отбора. Но позднее были разработаны новые методы селекции ауксотрофных форм, позволяющие при выведении их широко использовать мощное действие естественного отбора. Эти методы значительно расширили возможности экспериментального получения ауксотрофных штаммов у различных микроорганизмов.

Получение ауксотрофных форм у некоторых грибов и бактерий привело к получению большого количества различных ауксотрофных штаммов. Они использовались для изучения ряда существенных подробностей биосинтеза клеток и для разработки простых и удобных микробиологических методов количественного определения различных аминокислот, органических оснований и витаминов.

При ручной методике отбора обычно делали редкий посев клеток, обработанных мутагенным фактором, на чашки Петри с возможно более богатой ростовыми веществами плотной питательной средой (обогащенная среда). От колоний, образовавшихся из отдельных клеток, делались отсеи на пробирки с полной питательной средой. Затем от колоний, выраставших в этих пробирках, делались пробные отсеи в пробирки с полной питательной средой и пробирки с минимальной питательной средой (заключающей все необходимые соли и глюкозу, но без ростовых веществ). Колонии, отивки которых росли в пробирках с минимальной средой, считались состоящими из неизмененных прототрофных клеток и браковались. Колонии же, отивки которых росли в пробирках с полной средой и не росли в пробирках с минимальной, считались состоящими из мутационно измененных ауксотрофных клеток, потерявших способность самостоятельно образовывать какое-то из ростовых веществ, и подвергались дополнительному изучению.

Производилось изучение при помощи так называемой рутинной методики, которая состоит в том, что от изучаемой культуры делают отсеи на ряд пробирок, каждая из которых заключает плотную минимальную среду, обогащенную одним из ростовых веществ. Если отивки от изучаемой культуры растут в пробирках с минимальной средой, обогащенной определенным ростовым веществом, и не растут в пробирках с питательными средами, обогащенными другими ростовыми веществами, то считается, что культура состоит из ауксотрофных клеток, утративших вследствие мутационного изменения способность к синтезу этого ростового вещества.

Таким путем обычно удавалось выделять¹ ауксотрофный мутант на 100—200 изученных колоний, состоявших из неизмененных прототрофных клеток. Мутации, вызывавшие потерю способности

к самостоятельному синтезу ростовых веществ, происходили в самых различных направлениях. Поэтому среди выделявшихся ауксотрофных мутантов можно было обнаружить нуждавшихся в любом из ростовых веществ, входивших в состав обогащенной среды. Предсказать заранее, в каком именно из этих ростовых веществ будут нуждаться вновь выделяемые ауксотрофные мутанты, невозможно.

Пока количество уже полученных и изученных ауксотрофных мутантов было мало и почти каждый вновь выделяемый ауксотрофный мутант мог быть интересен для выяснения тех или иных особенностей биосинтеза клеток или для разработки новых микробиологических методов количественного определения ростовых веществ, ручной отбор более или менее удовлетворял селекционеров. Но когда количество уже известных мутантов резко увеличилось и повторное получение мутантов, подобных ранее полученным и нуждавшихся в тех же самых ростовых веществах, стало мало интересным, встал вопрос о получении заранее намеченных редких ауксотрофных мутантов, нуждающихся в строго определенных ростовых веществах. Методика ручного отбора оказалась для этого явно недостаточной. В самом деле, при помощи этой методики было бы нецелесообразно предпринимать изоляцию какого-нибудь одного типа мутантов, частота появления которых даже после воздействия мутагенными факторами меньше 10^{-4} , и само существование только предположительно. Поэтому усилия селекционеров-микробиологов были направлены на разработку новых и более эффективных методов выделения ауксотрофных форм микробов.

Одним из таких новых способов селекции был предложенный Девисом (Davis, 1948) метод ограниченного обогащения, основанный на наблюдениях, что ауксотрофные формы на питательных средах, содержащих очень мало необходимых для них ростовых веществ, образуют микроскопически мелкие колонии. Их легко можно отличить от нормальных, образуемых на такой среде прототрофными формами бактерий.

Для выделения ауксотрофных штаммов, нуждающихся в определенных ростовых веществах, при помощи метода ограниченного обогащения инокулы исходных прототрофных бактерий, заключающие по 100—150 жизнеспособных бактерий, высеваются из чашки Петри с ограниченно обогащенной минимальной агаровой средой.

Чашки инкубируются при оптимальной температуре 24 ч, затем на них при помощи бинокулярной лупы отмечаются микроскопически мелкие колонии. Потом чашки Петри еще раз помещаются в термостат на 24 ч и после этого вновь отмечаются только «упорно» маленькие колонии (т. е. такие, которые остаются маленькими).

Колонии, которые упорно остаются маленькими, отсеиваются в пробирки с полной питательной средой и затем проверяются путем отивок на чистую минимальную среду и среду, обогащенную соответствующими ростовыми веществами. При благоприятных условиях около 50% изолированных маленьких колоний оказыва-

ются состоящими из биохимически недостаточных микробных клеток, нуждающихся в тех ростовых веществах, на фоне ограниченного обогащения которыми производилось выделение этих маленьких колоний. Но и метод ограниченного обогащения недостаточно эффективен для выделения редких мутаций, частота появления которых меньше 10^{-4} , так как на каждой чашке Петри он позволяет одновременно изучать только 100—150 колоний.

Для выделения таких редких ауксотрофных мутаций обычно используется пенициллиновая методика селекции, основанная на специфическом действии пенициллина, убивающего чувствительных к нему бактерий, если они активно совершают обмен веществ. Но он совершенно безвреден для этих бактерий, если они находятся в состоянии анабиоза, которое обычно наступает у ауксотрофных форм при отсутствии необходимых для них ростовых веществ. Кратко эта методика может быть описана следующим образом.

Чувствительные к пенициллину бактерии после обработки их мутагенными факторами, резко повышающими их наследственную изменчивость, высеваются на минимальную питательную среду, к которой добавлен пенициллин в смертельной для них концентрации, и выдерживаются в течение 24 или 48 ч в термостате при оптимальной температуре. За этот срок все способные к размножению на этой среде бактерии умерщвляются пенициллином, а не способные к обмену веществ на этой среде бактерии вследствие отсутствия необходимых для них ростовых веществ (т. е. все ауксотрофные мутанты) находятся в состоянии анабиоза и сохраняют жизнеспособность.

После удаления пенициллина (путем разведения, добавления пенициллазы или отмывания при помощи центрифугирования) обработанные им бактерии высеваются в чашки Петри с минимальной средой, обогащенной ростовыми веществами. Здесь клетки ауксотрофных мутантов, нуждающихся в ростовых веществах этой питательной среды, начинают делиться и дают начало колониям, состоящим из клеток, которые потеряли способность к самостоятельному синтезу одного из ростовых веществ (т. е. из клеток ауксотрофных мутантов). От колоний делаются отсевы в пробирки с полной питательной средой. После инкубации в течение соответствующего срока в термостате при оптимальной температуре от культур, образующихся в этих пробирках, делаются отивки в пробирки с полной питательной средой и в пробирки с минимальной средой. Культуры, отсевы которых растут в пробирках с минимальной средой, считаются состоящими из неизмененных прототрофных клеток и бракуются. Культуры, отивки которых не растут в пробирках с минимальной средой, считаются состоящими из ауксотрофных клеток и подвергаются дальнейшему изучению. Это изучение производится с помощью рутинной методики путем отивок на серию пробирок с минимальными средами. Среды обогащены отдельными ростовыми веществами из числа добавленных к питательной среде, на которую высевались бактерии после обработки их пенициллином (рис. 143).

Таким путем удается выделять от 50 до 100% ауксотрофных культур от общего количества возникающих из отивок от колоний, вырастающих на чашках Петри при посеве в них бактерий, обработанных пенициллином. В тех случаях, когда при помощи пенициллиновой методики желательно выделить ауксотрофные мутанты, нуждающиеся только в одном, строго определенном ростовом веществе, этого можно достичнуть путем посева обработанных пенициллином бактерий на минимальную среду, обогащенную только соответствующим ростовым веществом. Правда, среди колоний, вырастающих на чашках Петри с такой обогащенной средой, доля состоящих из ауксотрофных клеток оказывается значительно меньше, чем при посеве их на чашки Петри с минимальной питательной средой, обогащенной многими ростовыми веществами. Зато все ауксотрофные колонии и выделяемые из них ауксотрофные штаммы нуждаются только в одном строго определенном ростовом веществе (добавляемом в минимальную среду, на которую высеваются бактерии, обработанные пенициллином).

При помощи пенициллиновой методики можно выделять единичные ауксотрофные мутанты среди миллиона (10^6) и даже 10 миллионов (10^7) неизмененных исходных клеток, что делает ее вполне пригодной для выделения даже очень редких мутаций. Эта высокая эффективность пенициллиновой методики зависит от использования мощного действия естественного отбора, направленного в желательном для селекционера направлении.

Помимо пенициллина, для выделения ауксотрофных мутантов используются и другие факторы, летальные для микробов, активно совершающих обмен веществ и безвредные для находящихся в состоянии анабиоза. Эти факторы используются для выделения ауксотрофных мутантов у микробов, устойчивых к пенициллину.

Пенициллиновая методика и аналогичные ей приемы селекции

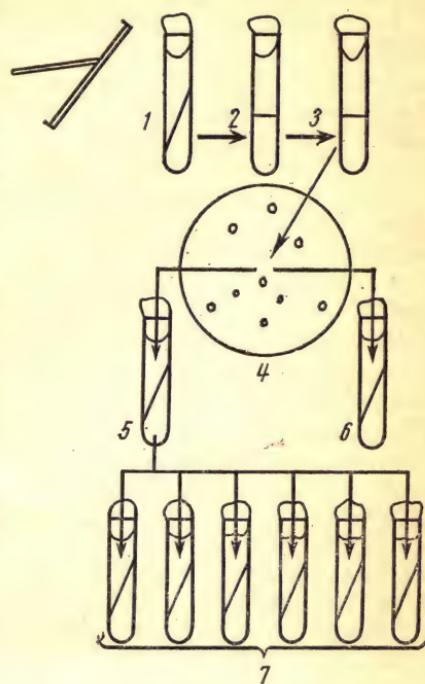


Рис. 143. Схема пенициллинового метода селекции ауксотрофных форм у бактерий:

1 — воздействие мутагенным фактором (облучение), 2 — промежуточное культивирование на полной жидкой среде, 3 — воздействие пенициллином (в минимальной жидкой среде), 4 — посев на чашку Петри с полной плотной средой, 5 — отивки на полную плотную среду, 6 — отивки на минимальную плотную среду, 7 — отивки на пробирки с минимальной средой, обогащенной различными ростовыми веществами (рутинная методика)

микробов значительно облегчили выделение заранее намеченных ауксотрофных мутантов у самых различных микробов и открыли возможность для использования ауксотрофных мутантов не только для изучения важных деталей биосинтеза и разработки микробиологических методов количественного определения ростовых веществ, но и для получения вакцинных штаммов и штаммов-продуцентов некоторых аминокислот.

Получение продуцентов аминокислот основано на наблюдениях, показавших, что (в случае блокирования определенной ступени биосинтеза определенных ростовых веществ) вещества, непосредственно предшествующие точке блокирования и лишенные возможности дальнейших изменений, накапливаются в клетке и увеличивают накопление других веществ, которые выделяются во внешнюю среду. Благодаря этому оказалось возможным использовать штаммы бактерий с блокированными определенными ступенями биосинтеза в качестве продуцентов тех аминокислот, дальнейшие превращения которых у этих штаммов прерваны, и наладить промышленное получение аминокислот при помощи ауксотрофных штаммов. Таким путем были разработаны способы промышленного получения глутаминовой кислоты при помощи штаммов бактерий, нуждающихся в биотине, и лизина при помощи штаммов, нуждающихся в гомосерине.

Весьма вероятно, что в дальнейшем аналогичным путем будут получены ауксотрофные штаммы, выделяющие значительные количества и некоторых других аминокислот (триптофана, метионина, гомосерина и др.), и на основе таких штаммов налажено промышленное получение этих аминокислот.

Использование ауксотрофных мутантов патогенных бактерий в качестве вакцинных штаммов основано на том, что штаммы патогенных микробов, нуждающихся в ростовых веществах, которых нет в организме хозяина, при заражении ими не размножаются и не вызывают заболевания, но полностью сохраняют свои антигенные свойства и вызывают стойкий иммунитет против патогенных штаммов того же возбудителя. Примером таких живых вакцин может служить ауксотрофный штамм *Brucella melitensis*, нуждающийся в стрептомицине, заражение которым коз не вызывает заболевания бруцеллезом, но дает стойкий иммунитет против заражения вирулентными штаммами *B. melitensis*.

Таким образом, для микробов уже имеются высокоеффективные методы селекции, при помощи которых получено много практически очень важных результатов и есть серьезные основания считать, что в будущем будут получены еще более ценные и существенные достижения.

Рекомендуемая литература

- Богданов Е. А. Менделизм или теория скрещивания. М., 1914, с. 1—626.
- Бугримов Е. И. Разведение и использование скороспелого мясного скота. М., 1973, с. 1—184.
- Вавилов Н. И. Теоретические основы селекции. М.—Л., т. I, 1935, с. 1—1043; т. II, 1935, с. 1—712; т. III, 1937, с. 1—862.
- Гибридная кукуруза (сб. перевод. статей). М., 1955, с. 1—360; 1964, с. 1—472.
- Гибридное сорго (сборник переводных статей). М., 1962, с. 1—440.
- Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. Ответ. ред. акад. Н. В. Цицин. М., 1963, с. 1—204.
- Гришко Н. И. и Делоне Л. Н. Курс генетики. М., 1938, с. 1—375.
- Дубинин Н. П. Проблемы радиационной генетики. М., 1961, с. 1—468.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., 1966, с. 1—742.
- Дубинин Н. П. Общая генетика. М., 1970, с. 1—488.
- Дубинин Н. П. Вечное движение. М., 1973, с. 1—448.
- Дубинин Н. П. и Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М., 1967, с. 1—592.
- Жегалов С. И. Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. М., 1930, с. 1—486.
- Жуковский П. М. Культурные растения. Л., 1964, с. 1—790.
- Карпеченко Г. Д. Избранные труды. М., 1971, с. 1—304.
- Классики биологии и медицины. Избранные работы о растительных гибридах. М.—Л., 1935, с. 1—356.
- Классики современной биологии. М.—Л., 1968, с. 1—540.
- Лобашов М. Е. Генетика. Л., 1968, с. 1—752.
- Мичурин И. В. Сочинения. М., 1948, т. I—IV (1—716, 1—620, 1—670, 1—804).
- Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. М.—Л., 1936, с. 1—250.
- Мюнцинг А. Генетика. М., 1967, с. 1—612.
- Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. Отв. ред. акад. Н. В. Цицин. М., 1958, с. 1—284.
- Петров Д. Ф. Селекция микробов. М., 1959, с. 1—280.
- Петров Д. Ф. Генетически регулируемый апомиксис. Новосибирск, 1964, с. 1—188.
- Петров Д. Ф. Генетика и сельское хозяйство. М., 1967, с. 1—224.
- Петров Д. Ф. Цитологические основы наследственности. М., 1973, с. 1—248.
- Писарев В. Е. Селекция зерновых культур. М., 1964, с. 1—316.
- Полипloidия и селекция. М.—Л., 1965, с. 1—324.
- Пособие по селекции. Под ред. акад. Г. К. Мейстера. М., 1936, с. 1—360.
- Робертис Э., Новинский В. и Саэс Ф. Биология клеток. М., 1967, с. 1—475.
- Рокитский П. Ф. Генетика. М., 1937, с. 1—312.
- Свалефская селекционная станция. М., 1955, с. 1—359.
- Синнот Э. и Денин Д. Курс генетики. М.—Л., 1931, с. 1—360.
- Спрэг Д. Ф. Кукуруза и ее улучшение. М., 1957, с. 1—558.
- Структура и функции клетки (А. Леви и Ф. Сикевич). М., 1971, с. 1—584.
- Филиппенко Ю. А. Частная генетика. Л., 1927, с. 1—239.
- Филиппенко Ю. А. Генетика. М.—Л., 1929, с. 1—380.
- Хейс У. Генетика бактерий и бактериофагов. М., 1965, с. 1—556.
- Хохлов С. С. Апомиксис, классификация и распространение у покрытосеменных растений. (Успехи совр. генет., М., 1967, т. I, с. 43—106).
- Хохлов С. С., Гришина Е. В., Зайцева М. И., Тырнов В. С., Малышева-Шишканская Н. А. Гаплоидия у покрытосеменных растений. Саратов, 1970, с. 1—140.
- Штерн К. Основы генетики человека. М., 1965, с. 1—690.
- Эллиот Ф. Селекция растений и цитогенетика. М., 1961, с. 1—441.
- Эфроимсон В. Г. Введение в медицинскую генетику. М., 1968, с. 1—396.
- Юрьев В. Я., Кучумов П. В., Вольф В. Г., Никулькина В. Г. Общая селекция и семеноводство полевых культур. М., 1958, с. 1—344.

Avery O. T., Macleod C. M. and McCarty M. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. I. Induction of transformation by desoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type III. *J. Exptl. Med.*, 1944, v. 79, 137—158.

Balbiani E. C. Sur la structure du noyan des cellules salivaires chez les larves de chironomus. *Zool. Anz.*, 1881, 4, 637—641.

Bateson W. and Punnett R. C. On the interrelation of genetic factors. *Proc. Roy. Soc. B*, 1911, 84, 3—8.

Baur E. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albo-marginatae hort.“ von Pelargonium zonale. *Zeitsch. für ind. Abst und Vererbungslehre*, 1909, I, 330—351.

Beadle G. W. The inheritance of the color of Malpighian tubes in *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.*, 1937, 71, 277—279.

Beadle G. W. and Tatum E. L. Genetic control of biochemical reactions in Neurospora. *Proc. Natl. Acad. Sci. Wash.*, 1941, 27, 499—506.

Benziger S. Fine structure of a genetic region in bacteriophage. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1955, 41, 344—354.

Blakeslee A. F. The genus Datura. (Amos G. Avery, Sophie Satina and Jacob Rietsema). New-York, 1959, 1—290.

Blakeslee A. F. and Avery A. G. Methods of inducing doubling of chromosomes in plants. *Jour. Hered.*, 1937, 28, 393—411.

Blakeslee A. F. and Bellings J. Chromosomal mutations in the Jimson weed, *Datura stramonium*. *Jour. Hered.*, 1924, 15, 195—206.

Blakeslee A. F., Bellings J. and Farnham M. E. Inheritance in tetraploid Daturas. *Bot. Gaz.*, 1923, 76, 329—373.

Bridges C. B. Salivary chromosome maps. *Jour. Heredity*, 1935, 26, 60—64.

Burnet F. M. The mechanism of immunity. *Sci. Am.*, 1961, 204, N 1, 58—68.

Cleland R. E. Chromosome behaviour during meiosis in certain *Oenothera*. *Amer. Nat.*, 1925, 59, 475—480.

Cleland R. *Oenothera*. Cytogenetics and evolution. New-York, 1972, 1—370.

Correns C. Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. *Zeitschr. für ind. Abst. und Vererbungslehre*, 1909, II, 331—340.

Darlington C. D. The Cytological Theory of Inheritance in *Oenothera*. *J. Genet.*, 1931, 24, 405—474.

Darlington C. D. Cytology. London, 1965, 1—768.

Demerec M. Studies of the streptomycin—resistance system of mutations in *E. coli*. *Genetics*, 1951, 36, 585—597.

Edwards I. R. Cytoplasmic male sterility. *Bot. Rev.*, 1956, 22, 696—738.

Ephrussi B. Chemistry of «Eye Color Hormones», of *Drosophila*. *Quart. Rev. Biol.*, 1942, 17, 327—338.

Gamow G. Possible mathematical relation between deoxyribonucleic acid and proteins. *Kgl. Danske Videnskab. Selkab. Biol. Medd.*, 1954, 22, 1—13.

Garrod A. E. Inborn Errors of Metabolism. 2-nd. ed. London, 1923, 1—216.

Генчев Г. Генетиката в селското стопанство. София, 1973, 1—360.

Griffith F. J. The Significance of Pneumococcal PTypes. *J. Hyg.*, 1928, 27, 113—156.

Gunther E. Grundriss der Genetik. Jena, 1971, 1—506.

Gustafsson A. Apomixis in Higher Plant. *Lunds Univ. Arsskrift*, 1946, nf. Avd. 2, B. 42, N 3, 1—68; Bd. 43, N 2, 69—180; Bd. 43, N 2, 181—370.

Hardy G. Mendelian proportions in mixed population. *Science*, 1908, 28, 49.

Hartman P. E. and Suskind S. R. Die wirkungsweise der Gene. Jena, 1972, 1—243.

Jacob F. and Monod J. On the regulation of gene activity. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, 1961, 26, 193—211.

James S. H. Complex hybridity in *Isotoma petrea*. I. The occurrence of interchange heterozygosity, autogamy and a balanced lethal system. *Heredity*, 1965, 20, N 3, 341—353.

Johannsen W. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena, 1903, 1—64.

Jones D. F. The productiveness of single and double cross first generation hybrids. *J. Am. Soc. Agron.*, 1922, 14, 241—252.

- Lederberg J. and Tatum E. L. Novel genotypes in mixed cultures of biochemical mutants of bacteria. *Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, 1946, 11, 113.
- Morgan F. H. An attempt to analyse the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in *Drosophila*. *Jour. Exper. Zool.*, 1911, 11, 365—413.
- Morgan F. H. The physical basis of heredity. New-York, 1919, 1—305.
- Muller H. J. The Production of Mutations by x-Rays. *Proc. Nat. Acad. of Sci.*, 1928, 14, 714—726.
- Navashin M. S. A Preliminary Report on Some Chromosome Alterations by x-Rays in *Crepis*. *Amer. Nat.*, 1931, 65, 243—252.
- Nawaschin S. Resultate einer Revision der Bursfuchtungs vorgandge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*. *Bull. de l'Academie. Imp. des Sc. de St.—Pb.*, 1898, 377—382.
- Nebel B. B. Cytological observations on colchicine. *Biol. Bull. Marine Biol. Labor.*, 1937, 73, 351—352.
- Nebel B. R. and Ruttle M. L. The cytological and genetical significance of colchicine. *J. of Heredity*, 1938, 29, 3—9.
- Nilssomn-Ehle H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Waizen. Lund, 1909, 1—122.
- Nirenberg M. W., Matthaei J. H., The dependence of cell-free protein synthesis in *Escherichia coli* upon naturally occurring or synthetic polyribonucleotides. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, 1961, 47, 1588—1602.
- Painter T. S. A new method for the study of chromosome aberrations and the plotting of chromosome maps in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 1934, 19, 175—188.
- Pontecorvo G. Genetic formulation of gene structure and gene action. *Adv. Enzym.*, 1952, 13, 121—150.
- Proc. Third Intern. Wheat Genetics symposium. Canberra, 1968, 1—480.
- Proc. Second Intern. Barley Genetics Symposium. Washington, 1971, 1—622.
- Rhoades M. M. The cytoplasmic Inheritance of male sterility in *Zea mays*. *J. Genet.*, 1933, 27, 71—93.
- Rogers J. S., Edwardson J. R. The utilization of cytoplasmic male-sterile inbreds in the production of corn hybrids. *Agron. J.*, 1952, 44, 8—13.
- Sager R. Streptomycin as a mutagen for nonchromosomal genes. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.*, 1962, 48, 2018—2026.
- Sager R. and Ishida M. R. Chloroplast DNA in *Chlamydomonas*, *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.*, 1963, 50, 725—730.
- Sager R. and Ramanan Z. Recombination of nonchromosomal genes in *Chlamydomonas* *Proc. nat. Acad. Sci. USA*, 1965, 58, 1053—10—61.
- Shull G. H. A pure-line methods in corn breeding. *Rept. Amer. Breeders Assoc.*, 1909, 5, 51—59.
- Sperlingh D. *Populationsgenetik*. Jena, 1973, 1—198.
- Stadler L. J. Mutations in barley induced by x-rays and radium. *Science*, 1928, 68, 186.
- Stadler L. J. The comparison of ultraviolet and x-ray effects on mutations. *Cold. spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1941, 9, 168—178.
- Stubbe H. Einige Ergebnisse der Mutationsforschung an Kulturpflanzen. *Sitzungsber d. Dtsch. Akad. d. Wiss. Zu Berlin. (Med.)* Nr. 1—32.
- Stubbe H. Genetic und Zytologie von *Antirrhinum L. sect. Antirrhinum*. Jena, 1966, 1—422.
- Suomalainen E. and Anssi Saura. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I. Polyploid Curculionidae. *Genetics*, 1973, 74, 489—508.
- Suomalainen E., Cook L. M. and Turner R. G. Achiasmatic oogenesis in the Heliconiine butterflies. *Hereditas*, 1973, 74, 302—305.
- Szilard L. Control of the formation of specific proteins in bacteria and in animal cells. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.*, 1960, 46, 277—293.
- Wittmann H. C. Proteinuntersuchungen an Mutanten des Tabakmosaikvirus als Beitrag zum Problem des genetischen Codes. *Z. Vererb. Lehre*, 1962, 93, 491—530.

О ГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Предисловие	3
Введение	5
<i>Глава 1. Химический состав и строение клетки</i>	11
<i>Глава 2. Митоз и бесполое размножение</i>	23
<i>Глава 3. Мейоз и половое размножение</i>	38
<i>Глава 4. Гибридологический метод изучения наследственности и учение Менделя</i>	56
<i>Глава 5. Взаимодействие наследственных факторов</i>	72
<i>Глава 6. Локализация генов в хромосомах</i>	89
<i>Глава 7. Полиплоидия и анеуплоидия</i>	107
<i>Глава 8. Генетика пола</i>	132
<i>Глава 9. Мутации</i>	145
<i>Глава 10. Внеядерная наследственность</i>	167
<i>Глава 11. Отдаленная гибридизация</i>	176
<i>Глава 12. Генетика популяций</i>	194
<i>Глава 13. Генетика человека</i>	214
<i>Глава 14. Микробы как объекты генетических исследований</i>	237
<i>Глава 15. Биохимическая генетика и строение гена</i>	258
<i>Глава 16. Код нуклеиновых кислот</i>	269
<i>Глава 17. Генетика и онтогенез</i>	293
<i>Глава 18. Основные понятия селекции</i>	304
<i>Глава 19. Селекция самоопыляющихся растений</i>	318
<i>Глава 20. Селекция перекрестноопыляющихся растений</i>	338
<i>Глава 21. Селекция вегетативно размножаемых растений</i>	370
<i>Глава 22. Селекция животных</i>	384
<i>Глава 23. Селекция микробов</i>	399
Рекомендуемая литература	413

Петров Дмитрий Федорович

ГЕНЕТИКА С ОСНОВАМИ СЕЛЕКЦИИ

Редактор В. С. Капышева

Художник А. Е. Коленков

Художественный редактор Т. А. Коленкова

Технический редактор З. В. Нуждина

Корректор Р. И. Самохватова

Т — 18953. Сдано в набор 2/VI 1975 г. Подп. к печати 28/XI 1975 г. Формат 60×90^{1/16}. Бум. тип. № 2. Объем 26 печ. л. Усл. п. л. 26. Уч.-изд. л. 29.81. Изд. № Е — 279. Тираж 39 000 экз. Цена 1 р. 15 к.

План выпуска литературы издательства «Высшая школа» для вузов и техникумов на 1976 г.
Позиция № 87.

Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14, Издательство «Высшая школа»

Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49. Зак. 373.

Стр

1
2
38

56
72
89
107
132
145
167
176
194
214
237
258
269
293
304
318
338
370
384
399
413



1 р. 15 к.

19 76

«ВЫСШАЯ ШКОЛА»

МОСКВА

THE HISTORY OF
THE CHOCOLATE
MANUFACTURE
IN
THE
UNITED
STATES